

I

Presión de pastoreo y selectividad en estepas áridas y semi-áridas: retroalimentación planta-herbívoro a distintos niveles

Tesis para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área Ciencias Agropecuarias

Gastón Rafael Oñatibia
Ingeniero Agrónomo (2009)
Magister Scientiae en Recursos Naturales (2013)
Universidad de Buenos Aires

Lugar de trabajo: Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas Vinculadas a la Agricultura – FAUBA – CONICET



Universidad de Buenos Aires

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano. Facultad de Agronomía - Universidad de Buenos Aires

COMITÉ CONSEJERO

Director de Tesis
Martín R. Aguiar
Ing. Agr. (Universidad de Buenos Aires)
PhD (Universidad de Colorado)

Co-Director de Tesis
Martín Oesterheld
Ing. Agr. (Universidad de Buenos Aires)
PhD (Universidad de Syracuse)

JURADO DE TESIS

JURADO

Alejandro J. Bisigato
Ing. Agr. (Universidad de Buenos Aires)
Dr. (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Ana M. Cingolani
Lic. en Biología (Universidad de Buenos Aires)
Dr. (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Donaldo Bran
Ing. Agr. (Universidad Nacional de La Plata)

Fecha de defensa de la tesis: 14 de Marzo de 2017

“A la cola de piche se la comen las ovejas, ¡y engordan! No sé qué tiene esa planta... no sé qué nutriente, qué vitamina... ¡no sé qué Calcio!”.

Productor de Facundo,
refiriéndose a la especie dominante
de su campo, *Nassauvia glomerulosa*

*DEDICATORIA**Para León, para Flor, porque sus sonrisas son mi bandera*

AGRADECIMIENTOS

A Martín Aguiar, por ser el responsable, desde hace 10 años, de que me dedique a lo que me apasiona.

A Luciano Boyero, porque su amistad es una de las mejores cosas que me dio el doctorado.

A Martín Oesterheld, por hacerse siempre un rato para reunirnos y por las valiosas críticas, correcciones y sugerencias.

A José Paruelo y Rodolfo Golluscio, por sus aportes y su siempre buena disposición para mis consultas.

A Victoria Piazza, Fernanda Reyes, Pamela Graff, Gonzalo Irisarri, Magalí Valenta, Marcos Texeira, Mariano Oyarzábal, Pablo Cipriotti y Enrique Chaneton, por su ayuda con los análisis, en el campo, con los experimentos y por los aportes de sus charlas.

A Priscila Pinto, Marina Oleiro, Pablo García Parisi, Romina Cavagnaro y Marta Telesnicki, por acompañarme de cerca en el doctorado, sobre todo en los aspectos no tan académicos.

A Isabel Méndez, Gerónimo Amengual, Guadalupe Arata y Celeste Silvoso, por la ayuda en los viajes al campo.

A Luis, Omar, Héctor, Jorge, Nicolás y otros tantos patagónicos, por haber resuelto unos cuantos inconvenientes durante los viajes y sobre todo por la hospitalidad.

Al IFEVA, a la UBA y al CONICET, por darme la posibilidad de hacer un doctorado.

A mis viejos, por la confianza, siempre. Y a Chicha!

A Luis A. Spinetta y Ricardo Mollo.

A mis amigos.

A Flor y León, por cuestiones que me llevarían más de 200 páginas escribir.

DECLARACIÓN

“Declaro que el material incluido en esta Tesis es, a mi mejor saber y entender, original, producto de mi propio trabajo (salvo en la medida que se identifiquen explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado en forma parcial o total como una Tesis en ésta u otra institución”

ÍNDICE GENERAL

CAPÍTULO I: Introducción general; Interacción planta-herbívoro a distintos niveles jerárquicos en ecosistemas pastoriles áridos y semi-áridos	1
Planteo del problema	2
Antecedentes.....	3
Objetivos.....	11
Hipótesis	13
Sistema de estudio	15
CAPÍTULO II: La morfología y la identidad de la especie determinan las tasas de herbivoría en plantas individuales de pastos xerofíticos	19
Introducción.....	20
Materiales y métodos.....	26
Selección del sitio de estudio.....	26
Morfología de matas como control de la defoliación en las tres especies dominantes.....	26
Análisis de datos	29
Resultados.....	31
Aplicación de tratamientos	31
Morfología de matas como control de la defoliación en las tres especies dominantes.....	33
Discusión	39
CAPÍTULO III: Principales controles del consumo selectivo de las especies de pastos dominantes en estepas patagónicas semi-áridas	45
Introducción.....	46
Materiales y métodos.....	51
Descripción del sitio de estudio.....	51
Colección de datos	51
Análisis de datos	55
Resultados.....	57
Discusión	61
CAPÍTULO IV: El área potencial de pastoreo controla la heterogeneidad del efecto de largo plazo de los herbívoros domésticos sobre la vegetación.....	65
Introducción.....	66
Materiales y métodos.....	72

Análisis de datos.....	74
Resultados	75
Cobertura de plantas y parches de vegetación.....	75
Estructuras poblacionales y morfología de plantas de pastos dominantes	81
Discusión	85
CAPÍTULO V: El nivel de estrés regional controla el efecto del pastoreo sobre la estructura de tamaños de los parches y la cobertura de vegetación	91
Introducción.....	92
Materiales y métodos.....	96
Estimación de la estructura y composición de parches a lo largo de gradientes de historias de pastoreo en sitios con diferente nivel de estrés regional	96
Análisis de datos	100
Resultados	101
Discusión	108
CAPÍTULO VI: La respuesta de las plantas al manejo de los descansos al pastoreo depende de la interacción entre el estrés regional, las precipitaciones y la especie de planta.....	113
Introducción.....	114
Materiales y métodos.....	119
Tratamientos de pastoreo y descansos	119
Estimación del crecimiento de las plantas	121
Análisis de datos	122
Resultados	126
Discusión	138
CAPÍTULO VII: Discusión general	145
Motivación, hipótesis y resultados principales.....	145
Contribuciones.....	151
Interacción planta-herbívoro: selectividad y efectos del pastoreo a distintos niveles	152
Nivel de estrés regional	155
Presión de pastoreo	156
Perspectivas	158
Bibliografía	160
Apéndice.....	174

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 2.1. Número de estructuras reproductivas (inflorescencias) por planta de las tres especies en los cuatro tratamientos de morfología (plantas históricamente bajas, plantas altas cortadas, plantas bajas protegidas y plantas históricamente altas).	36
Tabla 3.1. Modelos de regresión no lineales con los mejores ajustes para el porcentaje de plantas defoliadas y el grado de consumo de las plantas de cada especie (<i>P. ligularis</i> , <i>F. palleescens</i> y <i>P. speciosa</i>)	60
Tabla 4.1. Efecto del tamaño de los lotes sobre la heterogeneidad a lo largo de las unidades de manejo chicas y grandes de las principales variables estudiadas (cobertura total de vegetación, cobertura específica, cobertura de broza, densidad total y específica de las especies dominantes de pastos [individuos.m ⁻²] y densidad de heces [boñigas.m ⁻²]), evaluada mediante test de Levene.	77
Tabla 5.1. Efecto de la presión de pastoreo (ovejas.tn material seca ⁻¹ .año ⁻¹) sobre la cobertura de las especies perennes dominantes en los tres Distritos (Central: mayor nivel de estrés, Occidental: nivel de estrés intermedio y Subandino: menor nivel de estrés).	106
Tabla 6.1. Cambio acumulado en el diámetro promedio, la altura y el porcentaje de biomasa muerta de plantas individuales de dos especies dominantes en cada sitio (<i>P. ligularis</i> y <i>N. glomerulosa</i> en el Distrito Central, <i>P. ligularis</i> y <i>P. speciosa</i> en el Distrito Occidental y <i>P. ligularis</i> y <i>F. palleescens</i> en el Distrito Subandino) en los cuatro tratamientos (Pastoreo continuo, Descanso-Pastoreo, Pastoreo-Descanso y Descanso continuo) durante dos temporadas de crecimiento (pertenecientes a un año húmedo y un año seco, respectivamente).....	133
Tabla 6.3. Porcentaje promedio de plantas de <i>P. ligularis</i> con signos de defoliación a lo largo de toda la temporada de crecimiento en cada uno de los Distritos (Distrito Central: mayor nivel de estrés, Distrito Occidental: nivel de estrés intermedio y Distrito Subandino: menor nivel de estrés) en los cuatro tratamientos (Pastoreo continuo, Descanso-Pastoreo, Pastoreo-Descanso y Descanso continuo) durante dos temporadas de crecimiento (pertenecientes a un año húmedo y un año seco, respectivamente).. ...	134
Tabla 6.2. Efecto de los tratamientos de manejo del pastoreo (Pastoreo continuo, Descanso-Pastoreo, Pastoreo-Descanso y Descanso continuo) sobre la tasa de macollaje (macollos nuevos producidos por macollo madre) y el número de hojas acumuladas por macollo a lo largo de toda la temporada de crecimiento en plantas de dos especies dominantes en cada Distrito (<i>P. ligularis</i> y <i>N. glomerulosa</i> en el Distrito Central, <i>P. ligularis</i> y <i>P. speciosa</i> en el Distrito Occidental y <i>P. ligularis</i> y <i>F. palleescens</i> en el Distrito Subandino) durante dos temporadas de crecimiento (pertenecientes a un año húmedo y seco, respectivamente)..	174

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.1.** Comunidades de estepas patagónicas del **a)** Distrito Central, **b)** Distrito Occidental y **c)** Distrito Subandino con baja, media y alta productividad respectivamente..... 17
- Figura 2.1.** Frecuencia relativa acumulada de tamaños (altura de las hojas más altas) de **a)** *P. ligularis*, **b)** *P. speciosa* y **c)** *P. humilis*, en tres intensidades históricas de pastoreo: Clausura, Pastoreo Moderado y Pastoreo Intenso..... 25
- Figura 2.2.** Altura de las hojas verdes más altas, porcentaje de biomasa muerta y diámetro promedio de las matas de pasto de las tres especies (*P. ligularis*, *P. speciosa* y *P. humilis*) en los cuatro tratamientos (plantas históricamente bajas, plantas altas cortadas, plantas bajas protegidas y plantas históricamente altas), al inicio y al final de su aplicación..... 32
- Figura 2.3.** Efecto del tipo morfológico de las matas (plantas históricamente bajas, plantas altas cortadas, plantas bajas protegidas y plantas históricamente altas) sobre el porcentaje de plantas defoliadas de *P. ligularis* y *P. speciosa* en cuatro fechas a lo largo del año (diciembre 2013, febrero 2014, junio 2014 y octubre 2014)..... 34
- Figura 2.4.** Frecuencia de grados de defoliación (0 = sin defoliación, 1 = un macollo defoliado, 2 = más de un macollo defoliado pero no todos, y 3 = todos los macollos defoliados) de plantas de *P. ligularis*, *P. speciosa* y *P. humilis* sometidas a distintos tratamientos de morfología (plantas históricamente bajas, plantas altas cortadas, plantas bajas protegidas y plantas históricamente altas) 37
- Figura 2.5.** Cambio durante el año expuestas a herbivoría (desde octubre de 2013 hasta octubre de 2014) en la altura, el porcentaje de biomasa muerta y el diámetro de las plantas de pasto de las tres especies (*P. ligularis*, *P. speciosa* y *P. humilis*) en los cuatro tratamientos (plantas históricamente bajas, plantas altas cortadas, plantas bajas protegidas y plantas históricamente altas) 38
- Figura 3.1.** Área de estudio en el noroeste de Patagonia. Los puntos negros representan cada uno de los 177 censos 55
- Figura 3.2.** Porcentaje de plantas defoliadas y grado de consumo de las plantas de *P. ligularis* (a y b), *F. pallescens* (c y d) y *P. speciosa* (e y f) en función de la presión de pastoreo, estimada como la proporción de biomasa consumida durante todo el año previo a la fecha de medición de cada censo y la productividad promedio del sitio donde fue realizado cada censo 59
- Figura 4.1.** Diseño del muestreo y ubicación de las transectas a distancias crecientes de la aguada en lotes chicos y lotes grandes. El croquis representa un ejemplo para un lote chico y uno grande y está fuera escala debido a que sólo se realizó comprender el diseño. 73

- Figura 4.2.** **a)** Cobertura total de plantas, **b)** número de parches, **c)** tamaño promedio de parches y **d)** distancia promedio entre parches en función de la distancia a la aguada en lotes chicos y grandes..... 76
- Figura 4.3.** Frecuencia acumulada de tamaños de parche a lo largo de lotes chicos y lotes grandes..... 79
- Figura 4.4.** Cobertura de las especies dominantes de pastos: **a)** *P. ligularis*, **b)** *P. speciosa*, **c)** *P. humilis*, **d)** *P. major*, de arbustos: **e)** *A. volckmannii*, **f)** *M. spinosum*, **g)** *S. filaginoides*) y **h)** de broza en función de la distancia a la aguada en lotes chicos y grandes 80
- Figura 4.5.** Densidad total (individuos.m⁻²) de pastos en función de la distancia a la aguada en lotes chicos y grandes 81
- Figura 4.6.** Densidad (individuos.m⁻²) de las especies dominantes de pastos **a)** *P. ligularis*, **b)** *P. speciosa*, **c)** *P. humilis*, **d)** *P. major* en función de la distancia a la aguada en lotes chicos (puntos verdes) y grandes (puntos rojos) 82
- Figura 4.7.** **a)** Altura y **b)** Porcentaje de mata muerta de las plantas de *P. ligularis* en función de la distancia a la aguada en lotes chicos (puntos verdes) y lotes grandes 83
- Figura 4.8.** Frecuencia relativa acumulada de la altura de las plantas de *P. ligularis* a distintas distancias a la aguada en **a)** lotes chicos y en **b)** lotes grandes 83
- Figura 4.9.** Densidad de heces de oveja (boñigas.m⁻²) en función de la distancia a la aguada en lotes chicos (puntos verdes) y lotes grandes 84
- Figura 5.1.** Regresiones lineales entre la presión de pastoreo (ovejas.tn material seca⁻¹.año⁻¹) y **a)** la cobertura total, **b)** el tamaño promedio de parche, **c)** la distancia promedio entre parches y **d)** el número de parches..... 102
- Figura 5.2.** Tamaño de efecto de la presión de pastoreo (ovejas.tn material seca⁻¹.año⁻¹) sobre **a)** la cobertura total, **b)** el tamaño promedio de parche, **c)** la distancia promedio entre parches y **d)** el número de parches en los tres Distritos con diferente nivel de estrés regional (Central: nivel de estrés mayor, Occidental: nivel de estrés intermedio y Subandino: nivel de estrés menor) 103
- Figura 5.3.** Distribuciones de frecuencia acumulada de la estructura de tamaños de parche en cada Distritos: **a)** Central (mayor nivel de estrés), **b)** Occidental (nivel de estrés intermedio) y **c)** Subandino (menor nivel de estrés) bajo tres intensidades de pastoreo (clausura, pastoreo moderado y pastoreo intenso)..... 107
- Figura 6.1.** Efecto del manejo de los descansos al pastoreo en el Distrito Central (mayor nivel de estrés) sobre el cambio en el tamaño de las plantas de *P. ligularis* y *N. glomerulosa*, en dos fechas de muestreo a lo largo de la temporada de crecimiento (Enero y Mayo) en relación al tiempo 0 (Septiembre) y en dos temporadas de crecimiento (pertenecientes a un año húmedo y un año seco, respectivamente) 127
- Figura 6.2.** Efecto del manejo de los descansos al pastoreo en el Distrito Occidental (nivel de estrés intermedio) sobre el cambio en el tamaño de las plantas de *P. ligularis* y

P. speciosa, en dos fechas de muestreo a lo largo de la temporada de crecimiento (Enero y Mayo) en relación al tiempo 0 (Septiembre), en dos temporadas de crecimiento (pertenecientes a un año húmedo y un año seco, respectivamente)..... 128

Figura 6.3. Efecto del manejo de los descansos al pastoreo en el Distrito Subandino (menor nivel de estrés) sobre el cambio en el tamaño de las plantas de *P. ligularis* y *F. pallescens*, en dos fechas de muestreo a lo largo de la temporada de crecimiento (Enero y Mayo) en relación al tiempo 0 (Septiembre), en dos temporadas de crecimiento (pertenecientes a un año húmedo y un año seco, respectivamente)..... 130

Figura 6.4. Tamaño de efecto (Ln [D/P]) del manejo de descansos al pastoreo sobre el crecimiento de las plantas de *P. ligularis* en tres Distritos con diferente nivel regional de estrés (Central: mayor nivel de estrés, Occidental: nivel de estrés intermedio y Subandino: menor nivel de estrés), durante dos temporadas de crecimiento: húmeda (perteneciente a un año húmedo) y seca (perteneciente a un año seco)..... 135

Figura 6.5. Tamaño de efecto (Ln [D/P]) del manejo de descansos al pastoreo sobre el crecimiento de las plantas de las dos especies dominantes de cada sitio con diferente nivel de estrés regional: a) Distrito Central: mayor nivel de estrés (*N. glomerulosa* y *P. ligularis*), b) Distrito Occidental: nivel de estrés intermedio (*P. speciosa* y *P. ligularis*) y c) Distrito Subandino: menor nivel de estrés (*F. pallescens* y *P. ligularis*) durante dos temporadas de crecimiento: húmeda (perteneciente a un año húmedo) y seca (perteneciente a un año seco)..... 137

Figura 7.1. Interacción planta herbívoro a los distintos niveles a partir del modelo de jerarquía de selección de la dieta propuesto por Stuth 1991, basado en los modelos de Senft et al 1987 y Senft 1989..... 155

Figura 7.2. Influencia del nivel de estrés regional sobre las interacciones entre los herbívoros y la vegetación a niveles de planta, parche, comunidad y paisaje dentro de un lote..... 157

RESUMEN

**Presión de pastoreo y selectividad en estepas áridas y semi-áridas:
retroalimentación planta-herbívoro a distintos niveles**

Los herbívoros domésticos seleccionan su dieta y promueven cambios en la vegetación a distintos niveles jerárquicos, desde paisaje a planta individual, pasando por comunidad y parche de vegetación. Asimismo, los diferentes patrones de estructura de la vegetación controlan esta selectividad a cada nivel. Se estudió la interacción entre los herbívoros domésticos y la vegetación a distintos niveles jerárquicos en un gradiente de aridez en estepas patagónicas. En campos de los Distritos Central (semi-desierto), Occidental (estepa gramíneo-arbustiva) y Subandino (estepa gramínea), se evaluaron los controles del consumo selectivo y los efectos del pastoreo sobre la vegetación a nivel de planta, población, parche, comunidad y lote. Los controles de la selectividad cambiaron con el nivel jerárquico. La selectividad por una determinada planta dependió de su identidad y, en especies preferidas, de su morfología. El consumo selectivo por una especie (población) dependió principalmente de la presión de pastoreo, de su abundancia absoluta y relativa a otras especies forrajeras en la comunidad y del material muerto de los individuos, pero la importancia de estos factores cambió con la preferencia de la especie. El impacto -negativo- de la presión de pastoreo sobre los parches de vegetación y -positivo- de los descansos al pastoreo sobre el crecimiento de las plantas fue mayor en los sitios con menor nivel de estrés regional. Ambos efectos se asociaron con las características de las especies dominantes. Finalmente, el efecto del pastoreo a distancias crecientes de las aguadas fue más heterogéneo en lotes de mayor tamaño. Estos resultados (que en algunos casos llenan un vacío de información) mejoran el entendimiento i) sobre la interacción planta-herbívoro en campos ganaderos, ii) sobre los procesos de deterioro inducidos por pastoreo doméstico y iii) sobre herramientas (descansos, alambrados, manipulación de la presión de pastoreo) para el manejo de recursos naturales en ecosistemas áridos.

Palabras clave: consumo selectivo; ecosistemas áridos; herbivoría; interacción planta-herbívoro; manejo del pastoreo; nivel de estrés regional; pastoreo doméstico; Patagonia

ABSTRACT

Grazing pressure and selectivity in arid and semi-arid steppes: plant-animal feedback at different levels

Domestic herbivores select their diet and promote changes in vegetation at different hierarchical levels, from landscape to individual plant, including community and vegetation patches. In turn, different patterns of vegetation structure control this selectivity at each level. The objective of this thesis was to study the interaction between domestic herbivores and vegetation at diverse hierarchical levels along a regional stress gradient in Patagonian steppes. In Central District (semi-desert), Occidental District (grass-shrub steppe) and Subandean District (grass steppe) fields, the controls of selective consumption and grazing effects on vegetation at plant, population, patch, community and paddock levels were evaluated. Selectivity controls changed with the hierarchical level. Selectivity for a particular plant depended on its identity and, in preferred species, on plant morphology. Selective consumption by a certain species (population) mainly depended on grazing pressure, on their absolute and relative abundance with respect to other forage species in the community and on the dead material of individuals, although the importance of these factors changed with the species preference. Grazing pressure -negative- impacts on vegetation patches and grazing rest -positive- impacts on plant growth were higher in sites with lower regional stress level. Both effects of herbivores were associated with the dominant plant species characteristics. Finally, grazing effects at increasing distances from watering points were more heterogeneous inside bigger paddocks. These results (which in some cases fill information gaps) improve the understanding i) about plant-herbivore interaction in livestock fields, ii) about deterioration processes induced by domestic grazing and iii) about tools (rests, fences, grazing pressure manipulation) for natural resources management in arid ecosystems.

Key words: arid ecosystems; domestic grazing; grazing management; herbivory; Patagonia; plant-animal interaction; regional stress level; selective consumption

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

**Interacción planta-herbívoro a distintos niveles jerárquicos en ecosistemas
pastoriles áridos y semi-áridos**

PLANTEO DEL PROBLEMA

Los ecosistemas áridos y semi-áridos del mundo ocupan aproximadamente el 41% de la superficie terrestre y sostienen más del 38% de la población humana (Safriel y Adeel 2005). El principal desafío que se plantea en estos ecosistemas es encontrar el equilibrio entre satisfacer las necesidades humanas inmediatas y mantener su capacidad de proveer servicios ecosistémicos en el futuro (DeFries et al. 2004; Millennium Ecosystem Assessment 2005; Foley et al. 2005). Este desafío ha orientado a la Agronomía a estudiar no sólo la forma de maximizar la productividad agropecuaria sino también cómo hacerlo utilizando eficientemente los recursos naturales. Sin embargo, el conflicto resulta difícil de resolver debido a que el manejo de recursos naturales debe considerar no sólo aspectos técnicos y productivos sino también aspectos socio-económicos y biofísicos (Aguiar 2005). Por otra parte, la incertidumbre climática a la que están sometidos los ecosistemas áridos, junto con el generalmente escaso conocimiento básico del componente biofísico y la falta de evaluación crítica de los diferentes usos humanos de la tierra, ha complicado el diseño de manejos adecuados que puedan resolver el conflicto (Aguiar 2005).

El pastoreo por ganado doméstico es el uso más común y extendido de la tierra en ecosistemas áridos y semi-áridos (Milchunas y Lauenroth 1993; Oesterheld et al. 1999; Asner et al. 2004). Es por eso que cobra especial relevancia la evaluación exhaustiva de sus efectos y controles en ecosistemas pastoriles. Se ha generalizado la idea de que los herbívoros domésticos promueven degradación de la vegetación y del suelo y se ha propuesto que son una de las principales causas de desertificación en los ecosistemas áridos y semi-áridos (Dregne 1983; Schlesinger et al. 1990; Brown et al. 1997; Ares et al. 2003; Reynolds et al. 2007; Xu et al. 2011). Tal degradación es generalmente revelada por cambios indeseados en la composición específica de las comunidades,

disminución de la productividad, pérdida de la cobertura vegetal, incremento en la erosión del suelo, cambios en la heterogeneidad y redistribución de recursos (Schlesinger et al. 1990; Milchunas y Lauenroth 1993; Le Houérou 1996; Brown et al. 1997; Zhao et al. 2005; Verón et al. 2006). No obstante, en algunos ecosistemas pastoriles, el pastoreo dentro de ciertos rangos de densidades de animales y de tiempo puede acelerar el ciclado de nutrientes, incrementar la calidad del forraje e incluso (aunque menos frecuente) aumentar la productividad de las plantas en comparación con situaciones sin pastoreo (McNaughton 1979; McNaughton 1984; Cid y Brizuela 1998; Oesterheld et al. 1999; Posse et al. 2000; Oñatibia y Aguiar 2016). En estos casos, se ha propuesto que el manejo de la vegetación natural a través del ajuste del pastoreo doméstico es la mejor alternativa de uso de la tierra por sobre otras actividades (Oñatibia et al. 2015; Chen et al. 2015; Oñatibia y Aguiar 2016). Para avanzar en la definición de la controversia relacionada con estos patrones de pastoreo con respuestas antagónicas es necesario generar información robusta, con un enfoque que abarque a distintos niveles jerárquicos de organización el estudio de los controles del pastoreo selectivo y de sus efectos sobre la vegetación (Briske 1991; Oñatibia 2013).

ANTECEDENTES

Los herbívoros domésticos pastorean selectivamente plantas individuales, parches, comunidades y paisajes afectando a los componentes de cada nivel (Senft et al. 1987; Bailey et al. 1996; Laca et al. 2010; Bailey y Brown 2011). Los controles del pastoreo y de la respuesta de la vegetación dependen de cada nivel y de los procesos que ocurren a niveles inmediatamente más gruesos y más finos (Senft et al., 1987; Bailey et al. 1996; Peters et al. 2007; Bestelmeyer et al. 2011). Si bien está claro que la herbivoría por grandes herbívoros ocurre en la mayoría de los casos a nivel individual (una planta-un herbívoro), la intensidad, frecuencia y estacionalidad del pastoreo se agregan en

escalas espaciales de estructura (parche, comunidad, paisaje, región) y en otros niveles de organización (procesos en poblaciones, comunidades, paisajes, región). A un nivel determinado, por ejemplo a nivel de parche, los cambios son inducidos por procesos a nivel de plantas individuales (i.e. pérdida de biomasa por defoliación y crecimiento o rebrote post-defoliación) y a su vez, son gobernados por procesos poblacionales (tasas vitales), dispersión de diásporas e interacciones entre poblaciones, que ocurren a escalas espaciales más gruesas (i.e. sitio ecológico, paisaje, Peters et al. 2004; Peters et al. 2007). A niveles más gruesos (región y a veces de paisaje), la selectividad de los herbívoros en la mayoría de los ecosistemas pastoriles intervenidos está limitada por el uso de alambrados y, la estructura de los lotes o potreros, junto con la distribución de las aguadas, se convierte en un control importante de las decisiones de los animales (Adler y Hall 2005). En estos ecosistemas, los efectos de los herbívoros se restringen a los lotes y la evaluación de la selectividad a nivel regional pierde relevancia, aunque la variación espacial y temporal del ambiente físico, del acervo genético de cada especie y del conjunto de especies presente a nivel regional permanecen como controles de máxima jerarquía de las respuestas de la vegetación a la herbivoría. Como se discute en los sucesivos capítulos de la tesis muchas de estas ideas requieren aun confirmación empírica. Además son escasos los estudios integrados de los diferentes niveles.

Dentro de las restricciones espaciales impuestas por los límites de un lote o potrero, la estructura de la vegetación puede determinar la jerarquía de los controles de las decisiones de pastoreo de los animales como consecuencia de la selectividad (p.ej. Bertiller y Ares 2008). Se ha propuesto que los herbívoros domésticos seleccionan su dieta (en espacio y tiempo) jerárquicamente (Senft et al. 1987; Bailey et al. 1996). Una de las principales ideas que guía esta tesis es que existe una retroalimentación planta-herbívoro que se manifiesta a los distintos niveles jerárquicos. Es decir que, por un lado,

el pastoreo selectivo de los herbívoros domésticos induce cambios en la vegetación a los distintos niveles y, a su vez, los diferentes patrones de estructura de la vegetación controlan la selectividad de los animales a cada nivel jerárquico. Esta retroalimentación genera, entre otros efectos, que los patrones de pastoreo sean desiguales y algunas zonas reciben poco uso mientras que otras reciben un uso moderado o intenso (Senft et al. 1985; Bailey 2005). A pesar de la considerable literatura sobre el consumo total de forraje, se ha puesto menos énfasis en el papel de la selectividad de los herbívoros domésticos y de la utilización heterogénea de los recursos forrajeros como determinantes de las respuestas, tanto de la vegetación como de los herbívoros, a diferentes escalas y niveles de organización (Soder et al. 2009). En la mayoría de los estudios, se reconocen estos diferentes niveles de organización y sus controles, aunque en general los niveles han sido abordados de manera individual. En esta tesis se propuso el estudio simultáneo y complementario de los principales controles de la selectividad de los herbívoros domésticos y de sus efectos sobre la vegetación a varios niveles jerárquicos en ecosistemas pastoriles áridos. En éstos, el ambiente físico ejerce una regulación intensa y variable en tiempo y espacio sobre el crecimiento de las plantas, lo que a su vez afecta la ecología de los herbívoros domésticos. En los párrafos siguientes se describen los antecedentes sobre la interacción planta herbívoro a nivel de planta, de población, de parche de vegetación y de lote, así como la respuesta al manejo de los descansos al pastoreo.

A nivel de planta, los herbívoros pueden promover cambios en la morfología de los individuos que son defoliados y generar estructuras heterogéneas entre plantas, incluso entre plantas que pertenecen a la misma especie y que crecen en el mismo parche de vegetación (Golluscio et al. 1998a). A su vez, estas diferencias en la morfología pueden cambiar las tasas de herbivoría. Dentro de una especie, los

herbívoros seleccionarían plantas individuales con mayor proporción de biomasa verde de mayor calidad (Paruelo et al. 2008). En este sentido, las plantas pastoreadas tendrían una estructura más atractiva que las no pastoreadas (que acumulan material muerto), lo que generaría una retroalimentación planta-animal positiva que las puede colocar en desventaja competitiva al ser defoliadas reiteradamente (Butler y Briske 1988; Briske 1991; Anderson y Briske 1995; Paruelo et al. 2008; Mingo y Oesterheld 2009; Oñatibia 2013). Esta retroalimentación en general ha sido inferida y sin embargo, no ha sido puesta a prueba empíricamente con estudios a campo que modifiquen la morfología de las plantas de especies con distinta preferencia por parte de los herbívoros (de aquí en más “preferencia”) y que midan su defoliación.

A nivel de población, el pastoreo puede modificar en diferentes sentidos la estructura de tamaños y las tasas de crecimiento poblacionales de las especies de los grupos funcionales de respuesta al pastoreo (i.e. crecientes, decrecientes e invasoras) (Briske 1991; Cipriotti y Aguiar 2012, Louthan et al. 2013). Por ejemplo, se ha encontrado que a medida que se incrementa la presión de herbivoría disminuye la densidad y el tamaño de los individuos de las especies más preferidas por las ovejas (Oñatibia 2013). Asimismo, la estructura poblacional de estas especies forrajeras controla la selectividad de los herbívoros a nivel de especies y de plantas individuales (Paruelo et al. 2008; Oñatibia 2013). El consumo selectivo de una determinada especie depende principalmente del grado en que es preferida por los herbívoros, de su densidad poblacional, de su distribución espacial y su estructura de tamaños de los individuos, pero también de la presión de herbivoría, la composición de la comunidad y el aprendizaje y comportamiento de los herbívoros (Briske 1991; Distel et al. 1994, 1996; Golluscio et al. 1998a; Distel y Villalba, 2007; Paruelo et al. 2008). A su vez, el grado de preferencia de una especie depende del contexto. Es decir, la selectividad a nivel de

población estaría determinada por atributos propios, así como por los de otras poblaciones presentes en la comunidad y por las características de los herbívoros. Sin embargo, a pesar de su relevancia y de las implicancias para el manejo del pastoreo, la cantidad de información en el nivel de organización población es escasa en relación al nivel de planta individual y de comunidad (Briske 1991; Cipriotti y Aguiar 2012, Louthan et al. 2013). En particular, existe muy poca evidencia experimental sobre los controles de la defoliación selectiva entre poblaciones en relación al considerable desarrollo teórico que tiene el tema. El conocimiento de la estructura y los procesos poblaciones posee el potencial para integrar las fuentes de información generadas a nivel de planta individual y a nivel de comunidad. Estas perspectivas no han sido efectivamente unificadas en una base de información para el manejo de la vegetación y su conexión es un desafío para la ecología de los sistemas de pastoreo (Briske 1991; Cipriotti y Aguiar 2012; Oñatibia 2013).

A nivel de parche, la estructura del mosaico de vegetación juega un rol fundamental para el funcionamiento de los ecosistemas áridos y semi-áridos, por ejemplo, manteniendo la productividad a través de la concentración de recursos limitantes (Ludwig y Tongway 1995; Aguiar y Sala 1999). El pastoreo puede alterar esta estructura de diferentes maneras con consecuencias importantes sobre el funcionamiento del ecosistema (Adler et al. 2001; Allington y Valone 2014). En algunos sistemas de estepa semi-áridos se ha descrito que el uso pastoril erosiona el mosaico de la comunidad disminuyendo la importancia relativa de los parches de vegetación grandes (Bisigato y Bertiller 1997). En otros, en cambio, se ha encontrado que la estructura en mosaico se mantiene aun con altas cargas animales, aunque cambia la composición específica (Cipriotti y Aguiar 2005). Allí se propone que los procesos que mantienen el mosaico no serían alterados por los herbívoros, lo que indicaría que

los animales no seleccionarían diferencialmente parches pero sí especies. Por otro lado, en otras estepas, se ha propuesto que los parches serían mantenidos debido a la retroalimentación positiva entre la heterogeneidad de la vegetación y el pastoreo (Posse et al. 2000). Estas diferencias entre los sistemas pueden deberse al nivel de estrés regional (productividad) (p. ej. Cingolani et al. 2008), que además de la disponibilidad de recursos controla la identidad de las especies dominantes (pastos o arbustos) que estructuran los parches en términos de porte, preferencia por parte de los herbívoros y otras características que les confieren mayor o menor resistencia a la herbivoría, aunque también podrían deberse a diferente presión de pastoreo. La evaluación del efecto de la presión de pastoreo a nivel de parche a lo largo de gradientes de productividad regionales, donde cambian las especies dominantes que estructuran los parches, mejoraría el entendimiento de los controles de las respuestas de la vegetación a este nivel en ecosistemas áridos y semi-áridos.

A nivel de lote, los efectos del pastoreo sobre la vegetación son muy heterogéneos en el espacio en los ecosistemas áridos y semi-áridos (Senft et al. 1987; Bailey et al. 1996). Esto se debe a que los patrones espaciales de uso repetido de áreas preferidas y la evasión de las áreas menos preferidas como consecuencia de la selectividad son muy marcados en estos ecosistemas (Bailey 2004). Por ejemplo, en estepas arbustivas del Monte Patagónico Argentino, las ovejas seleccionan dentro de un lote de manera jerárquica, en primer lugar, las unidades de vegetación baja con mayor visibilidad (debido a que el porte de los arbustos limita la visibilidad de los animales) y de menores defensas anti-herbívoro estructurales y, en segundo lugar, los parches con plantas preferidas dentro de una unidad de vegetación (Bertiller y Ares 2008). En cambio, cuando la vegetación es homogéneamente de baja estatura, los obstáculos a la visibilidad son menos importantes en la selección y cobran más relevancia la identidad

de especies, las plantas individuales, la estructura del lote y la distancia a la aguada (Adler y Hall 2005). En general, el resultado de la selectividad es una carga efectiva mucho mayor a la promedio en los parches preferidos y el consecuente deterioro de los recursos en esas áreas localizadas (Teague et al. 2009). La estructura del lote y la cantidad y distribución de aguadas puede modificar el área utilizada por los animales y su efecto sobre la heterogeneidad de la vegetación a una carga animal constante (Laca 2009; Bailey y Brown 2011). Se ha propuesto que los animales se comportan e impactan en la vegetación de manera diferente en unidades de manejo grandes y heterogéneas en comparación con aquellas que son pequeñas y homogéneas (Brown y Kothmann 2009). En lotes más pequeños se ha descrito que el uso es más equitativo y el efecto del pastoreo sobre la vegetación más homogéneo en el espacio, incluso a densidades animales iguales (Hart et al. 1993a; Barnes et al. 2008; Laca 2009). Sin embargo, el efecto del tamaño del lote (área potencial de pastoreo) sobre la heterogeneidad del efecto de los herbívoros en el espacio no se ha cuantificado empíricamente aislando otros factores que co-varían con el tamaño de los lotes y evaluando variables de vegetación que responden en el mediano y largo plazo.

A nivel regional, el estrés abiótico controla la productividad primaria neta aérea de los pastizales (Sala et al. 1988). Un análisis macro-ecológico muestra que a medida que se reduce la productividad primaria del ecosistema, la proporción de esa productividad que puede ser consumida por los herbívoros disminuye. Según los autores, este patrón está principalmente asociado a cambios en la estructura de la vegetación (p.ej. proporción de leñosas) que restringen el consumo en sitios menos productivos (Oesterheld et al. 1992, 1999; Golluscio et al. 1998a). A su vez, el grado de consumo es una de las variables que explica el tamaño del efecto del pastoreo sobre la vegetación (Milchunas y Lauenroth 1993), aunque el efecto del pastoreo a lo largo de

gradientes de precipitación, y por lo tanto de productividad primaria, ha sido controversial (Milchunas y Lauenroth 1993, Oesterheld et al. 1999; Blanco et al. 2008). Si bien la selectividad regional está limitada por el uso de alambrados que restringen el movimiento de los animales, es posible pensar que los gradientes de precipitación regionales afectan la selectividad a las escalas mencionadas en los párrafos anteriores a través de cambios en la idiosincrasia de las especies dominantes en términos de preferencia. Esto ocurriría porque con el aumento de la productividad disminuiría tanto el grado de xerofitismo de las especies como las diferencias inter-específicas en xerofitismo, lo que cambiaría también las diferencias en la resistencia a la herbivoría y en la preferencia por parte de los herbívoros. De esta manera, la identidad de las especies dominantes se comportaría como un control de mayor jerarquía sobre los efectos del pastoreo, equivalente al clima.

Finalmente, en términos de manejo agronómico del pastoreo, uno de los principales desafíos es controlar la defoliación reiterada que genera el debilitamiento de las plantas y que produce degradación de áreas localizadas, incluso a cargas animales leves o moderadas (Hormay 1956; Provenza 1995, 1996; Teague et al. 2013). Se ha propuesto que los sistemas de pastoreo rotativos (en sus diferentes variantes de pastoreo alternado con descansos) serían una herramienta adecuada para lograr este objetivo (Briske y Heitschmidt 1991; Golluscio et al. 1998a; Brown y Kothmann 2009; Teague et al. 2013). Sin embargo, una revisión relativamente reciente de la evidencia científica concluyó que hay respuestas antagónicas tanto en la producción de plantas como en la producción animal al comparar el pastoreo con descansos con pastoreo continuo y que en promedio no hay diferencias (Briske et al. 2008). Esta conclusión ha generado un profuso debate que aún no ha sido resuelto (p.ej. Brown y Kothmann 2009; Kothmann 2009; Kothmann et al. 2009; Briske et al. 2011; Bailey y Brown 2011; Teague et al.

2013; Distel 2013; Briske et al. 2013). En esta tesis se pone a prueba la efectividad de los descansos al pastoreo como herramienta para permitir la recuperación de la vegetación pastoreada en función del nivel de estrés regional (descrito en el párrafo anterior), de la variabilidad en la disponibilidad de recursos y de las características de las especies dominantes.

OBJETIVOS

Uno de los aspectos cruciales en nuestra comprensión de las interacciones interespecíficas verticales entre plantas y sus consumidores es cómo herbívoros y vegetación interactúan a diferentes niveles y qué controles jerárquicos existen. La selectividad de los herbívoros, las respuestas de las plantas individuales y su agregación a poblaciones, comunidades y paisaje y/o regiones son aspectos básicos para el manejo de recursos naturales y el mantenimiento de la biodiversidad (Noss 1990; Aguiar 2005). El **objetivo general** de esta tesis fue evaluar, por un lado, el efecto de los herbívoros domésticos sobre la vegetación a distintos niveles jerárquicos y por otro, el efecto de la vegetación sobre la selectividad de los herbívoros en estepas áridas y semi-áridas. Se buscó entender cómo se genera retroalimentación planta-herbívoro e integrar los controles de los distintos niveles, desde plantas individuales hasta lote, en comunidades de estepa áridas y semi-áridas.

De este objetivo general se han derivado cinco objetivos específicos utilizando el marco conceptual de interacciones entre patrones y procesos a diferentes niveles propuesto por Peters et al. (2007). Este marco propone que los patrones y procesos a niveles finos (p.ej. plantas individuales) que ocurren a escalas espaciales y temporales pequeñas pueden influir sobre niveles más gruesos, donde los patrones y procesos ocurren a escalas espaciales y temporales más amplias y, a su vez, los niveles más

gruesos que tienen controles de gran escala (por ejemplo clima y especies) pueden interactuar con los procesos a escalas más finas para determinar la dinámica del sistema. Entender las interacciones entre niveles mejora nuestra comprensión y nuestra capacidad de desarrollar herramientas predictivas (Peters et al. 2004; Peters et al. 2007).

- El **primer objetivo específico** fue establecer si las diferencias morfológicas entre plantas de una misma especie controlan las tasas de herbivoría, reflejando la selectividad de los animales entre plantas individuales (Capítulo II). Además, también con la variable respuesta integrada a nivel de planta, el **segundo objetivo específico** fue estudiar la influencia de distintos regímenes de manejo de los descansos al pastoreo (pastoreo continuo y pastoreo alternado con descansos al principio, final y durante toda la temporada de crecimiento) sobre el crecimiento de individuos de gramíneas forrajeras dominantes a lo largo de un gradiente de productividad en años contrastantes en términos de precipitaciones (Capítulo VI).

- El **tercer objetivo específico** fue evaluar cómo los cambios a lo largo de una región en la densidad de las distintas especies en la comunidad, la morfología de matas y la presión de pastoreo actual o reciente afectan las tasas de consumo de poblaciones de pastos dominantes con diferente grado de preferencia por los herbívoros (Capítulo III).

- El **cuarto objetivo específico** fue estudiar el efecto de la presión de pastoreo (cargas animales de largo plazo, mayores a 10 años) sobre la organización de parches del mosaico de vegetación y su composición específica a lo largo de un gradiente regional de productividad. De esta manera se evaluó cómo la disponibilidad regional de recursos (un control de mayor jerarquía) interactúa con las especies (otro control

regional de mayor jerarquía) determinando los patrones producidos por el pastoreo a niveles más finos (Capítulo V).

- El **quinto objetivo específico** fue estudiar de qué manera el área potencial de pastoreo dada por el tamaño del lote controla la presión de herbivoría en el espacio (i.e. cuán equitativa es la presión de pastoreo) y sus efectos sobre la vegetación. Esto se realizó en campos pastoreados continuamente a cargas moderadas en una misma comunidad arbustivo-graminosa dominante (situaciones intermedias de estrés), donde las cargas animales de los lotes de distinto tamaño son iguales y controladas desde hace varias décadas (Capítulo IV).

HIPÓTESIS

Las hipótesis propuestas están asociadas a cada uno de los niveles de trabajo y por lo tanto a cada uno de los cinco objetivos específicos de la tesis. El nivel jerárquico regional se encuentra inserto en aquellas hipótesis en las que se involucran tres sitios ubicados a lo largo de un gradiente de productividad.

- A nivel de planta individual y para una misma especie, la *primera hipótesis* indica que los herbívoros domésticos seleccionan dentro de una misma especie los individuos con baja proporción de material muerto, debido a que tienen la biomasa verde de mayor calidad más accesible. Sin embargo, este consumo diferencial entre individuos sólo se cumpliría para las especies más preferidas. En especies menos preferidas, cambios en la morfología de plantas (hacia formas con mayor proporción de material verde, más atractivas) no promovería mayor herbivoría a cargas moderadas. La *segunda hipótesis* indica que los descansos al pastoreo durante la temporada de crecimiento promueven la recuperación de la plantas de especies preferidas (tamaño y vigor) sólo cuando el estrés abiótico no es tan pronunciado como para limitar

marcadamente el crecimiento. Asimismo, el tamaño de la respuesta depende de la duración de los descansos y de las características de las especies. Las especies adaptadas a los sitios con mayor nivel de estrés van a responder en menor medida a los descansos y a los cambios en las precipitaciones debido a que las características que les confieren resistencia a la sequía limitan las tasas de crecimiento.

- A nivel de población, la *tercera hipótesis* indica que las poblaciones de las especies más preferidas son recurrentemente defoliadas en la mayoría de las condiciones pastoreadas por herbívoros domésticos y las poblaciones de especies menos preferidas son consumidas sólo al bajar la disponibilidad de las preferidas (producto de la densidad de plantas y de su disponibilidad individual de forraje) y/o al incrementarse la presión de pastoreo. A su vez, la acumulación de material muerto en las plantas reduce el grado de defoliación.

- A nivel de parche de vegetación, la *cuarta hipótesis* indica que el cambio en la organización de la vegetación debido al pastoreo depende de la comunidad vegetal y está relacionado con el gradiente regional de estrés. Los cambios producidos por el incremento en la presión de pastoreo son menores a medida que aumenta el nivel de estrés abiótico debido a que las características de las especies dominantes que componen los parches en las comunidades de estos sitios tienen características que les confieren mayor resistencia a la herbivoría y sufren un menor grado de consumo. Como resultado, la alta resistencia de las plantas dominantes en los sitios menos productivos determina que el efecto del pastoreo sobre la cobertura de plantas y la distribución de tamaños de parches sea menor.

- A nivel de lote, la *quinta hipótesis* indica que a medida que el tamaño del potrero aumenta, la heterogeneidad de uso también aumenta. Los animales tienden a

seleccionar áreas cercanas a las aguadas (i.e. piósfera) y evadir las más lejanas. La frontera de uso, que determina el tamaño de la piósfera, se incrementa a medida que la oferta de plantas palatables disminuye con el incremento de presión local de herbivoría en mayor medida en lotes de mayor tamaño.

SISTEMA DE ESTUDIO

Los estudios se realizaron en tres tipos de comunidades dominantes de ecosistemas áridos y semi-áridos de Patagonia: (a) semi-desiertos del Distrito Central, (b) estepas gramíneo-arbustivas del Distrito Occidental y (c) estepas gramíneas del Distrito Subandino (Figura 1.1), con una distribución de los sitios de estudio a lo largo de un gradiente biogeográfico de más de 150 km. Estos ecosistemas pastoriles han sido principalmente usados para la producción de lana desde hace más de cien años. En esta tesis, el herbívoro doméstico foco fue la oveja pues la proporción de ovinos dentro del conjunto de herbívoros domésticos aumenta a medida que se incrementa la aridez de los pastizales templados (Oesterheld et al. 1992). Los ovinos, en general, cobran mayor importancia en sistemas áridos y semi-áridos probablemente debido a que tienen menores requerimientos per cápita, son menos generalistas que los bovinos y tienen una dieta muy selectiva. Esta característica les permitiría lograr un mejor desempeño en comparación con los bovinos en sistemas con baja productividad y alta variabilidad temporal y espacial en la cantidad y calidad de forraje.

Los semi-desiertos del Distrito Central Patagónico (45° 20' lat. S; 69° 53' long. O) tienen una precipitación media anual de 125 mm. La productividad media estimada es de 22 g.m⁻².año⁻¹ (Bustos et al. 1994; Austin y Sala 2002; Bertolami et al. 2002). La presencia de un horizonte arcilloso muy compactado a menos de 15 cm de profundidad determina una profundidad efectiva para las plantas muy reducida y una muy baja

capacidad de almacenaje de agua. Esta característica del suelo en conjunto con las bajas precipitaciones hace que el estrés por recursos sea muy marcado en este Distrito. La cobertura de la vegetación es muy baja (~30%) y las áreas de suelo desnudo están intercaladas con individuos de las especies arbustivas dominantes, *Nassauvia glomerulosa* y *Chuquiraga avellanadae*, y algunos pastos pequeños en baja densidad, principalmente *Poa ligularis* (Bertiller y Bisigato 1998; León et al. 1998).

Las estepas arbustivo-graminosas del Distrito Occidental (45° 24' lat. S; 70° 17' long. O) tienen una precipitación media anual de 170 mm. Los suelos son predominantemente arenosos en la porción explorada por las raíces. La productividad promedio es de 56 g.m⁻².año⁻¹ (Jobbágy y Sala 2000). La cobertura es algo inferior al 50% y la vegetación está compuesta por pastos y arbustos en la misma proporción que determinan el 95% de la biomasa (Fernández et al. 1991; Oñatibia y Aguiar 2016). Las especies de pastos dominantes son *Pappostipa speciosa*, *Pappostipa humilis* y *Poa ligularis* y las especies de arbustos dominantes son *Mulinum spinosum*, *Adesmia volckmannii* y *Senecio filaginoides*.

Las estepas graminosas del Distrito Subandino (45° 35' lat. S; 71° 25' long. O) tienen una precipitación media anual de 360 mm. La productividad media estimada es de 101 g.m⁻².año⁻¹ (Defossé y Bertiller 1991; Austin y Sala 2002). Los suelos son arenosos a limo-arenosos sin una clara diferenciación de horizontes. La vegetación está compuesta principalmente por pastos perennes con una baja contribución de arbustos. La especie de pasto dominante es *Festuca pallescens*, acompañada por *Poa ligularis*, *Bromus* spp. y *Rytidosperma virescens* (Bertiller et al. 1995). Las coordenadas de cada uno de los tres Distritos informadas en esta sección corresponden con el centroide del

área de cada Distrito donde fueron realizados los estudios que comparan las tres comunidades. Además es el punto donde se encuentran las estaciones meteorológicas.

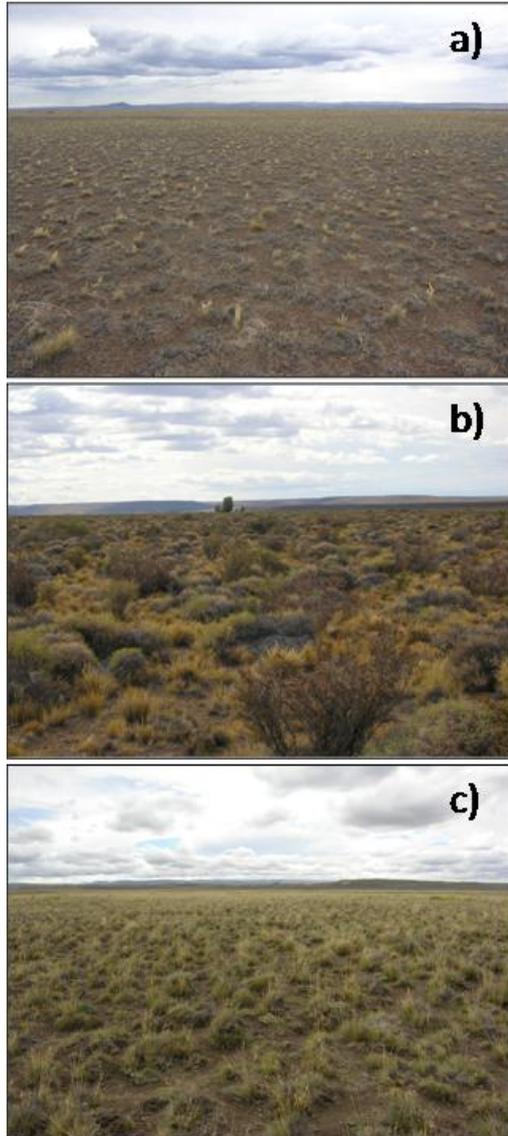


Figura 1.1. Comunidades de estepas patagónicas del **a)** Distrito Central, **b)** Distrito Occidental y **c)** Distrito Subandino con baja, media y alta productividad respectivamente. Fotos G. Oñatibia.

CAPÍTULO II

La morfología y la identidad de la especie determinan las tasas de herbivoría en plantas individuales de pastos xerofíticos

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas pastoriles son sistemas complejos, con herbívoros que se mueven en una matriz de presas potenciales, sésiles, entre las que a su vez existen varios tipos de interacciones directas e indirectas. Es ampliamente conocido que el pastoreo por herbívoros domésticos y la vegetación interactúan a varios niveles de organización y escalas espaciales (Senft et al. 1987; Bailey et al. 1996; Bailey y Brown 2011), pero la acción instantánea de consumir selectivamente ocurre a nivel individual, donde un herbívoro consume (en la mayoría de los casos) una planta o parte de una planta. Una vez que un animal establece una ubicación de forrajeo, su experiencia previa es utilizada en un proceso de evaluación y selección de plantas que está determinado por la preferencia de ellas (Stuth 1991; Distel et al. 1994; 1996).

Se ha propuesto que los principales determinantes de la preferencia por una planta en particular son en gran medida su calidad nutricional en relación a la de otras plantas presentes y sus características morfológicas y fenológicas, que determinan el tamaño de bocado y la accesibilidad de los herbívoros al forraje (Stuth 1991; Hutchings y Gordon 2001; Distel et al. 2005). La calidad nutricional refiere principalmente a la concentración de nutrientes y compuestos disuasorios (toxinas), en primera instancia determinados por la identidad de la especie. Dentro de las poáceas (gramíneas), en general las especies preferidas tienen en promedio alto contenido proteico y bajo contenido de carbohidratos estructurales (Moretto y Distel 1997). En cambio, las gramíneas no preferidas evitan el pastoreo debido al contenido relativamente mayor de carbohidratos estructurales (principalmente lignina) y relativamente menor de nutrientes elementales (en especial el nitrógeno) (Grace 1983; Moore y Jung 2001; Distel et al. 2005). A su vez, la preferencia también depende del herbívoro en cuestión, debido a que los requerimientos animales varían entre especies y el valor forrajero de una planta

cambia según las necesidades alimentarias de la especie animal y su categoría (Demment y Van Soest 1985; Hanley 1982; Stuth 1991). Por ejemplo, las vacas tienen requerimientos más altos de materia seca y menores requisitos nutricionales que las ovejas o cabras, y en general seleccionan plantas con alta abundancia en la comunidad por sobre plantas menos abundantes o menos accesibles que quizás presentan mayor concentración de nutrientes. En cambio, las ovejas tienen la capacidad de seleccionar plantas menos accesibles con mayor calidad nutricional (Stuth 1991). Como consecuencia, las plantas preferidas son generalmente pastoreadas con mayor intensidad y frecuencia que las menos preferidas (Provenza 1995, 1996), lo que altera las interacciones competitivas y en última instancia la composición florística de las comunidades (Anderson y Briske 1995).

Dentro de una misma especie, donde las diferencias en calidad nutricional serían menores que entre especies, la preferencia por una planta estaría determinada principalmente por su morfología, que afecta las tasas de herbivoría en gran medida a través de cambios en la accesibilidad (Stuth 1991; Briske 1991). Este atributo puede ser tanto o más importante que la calidad, ya que puede restringir severamente la cosecha del forraje por parte de los animales. En gramíneas, se ha propuesto que las características morfológicas que influyen en la decisión de pastoreo son las proporciones de biomasa verde y muerta en pie, el patrón de presentación física de la senescencia de las hojas verdes y el desarrollo de estructuras reproductivas (Westoby 1980, Briske 1991, Stuth 1991; Paruelo et al. 2008; Oñatibia 2013). Debido a las diferencias en estos atributos morfológicos, la intensidad de pastoreo puede diferir entre individuos de la misma especie incluso creciendo en el mismo parche de vegetación (Golluscio et al. 1998a). Además de la variabilidad en la morfología de individuos dentro una población, el pastoreo también genera cambios en la morfología de plantas

individuales producto de la defoliación. Estas diferencias generadas pueden cambiar las tasas de herbivoría sobre los individuos defoliados previamente, generando una retroalimentación planta-herbívoro positiva (Butler y Briske 1988; Briske 1991; Paruelo et al. 2008; Mingo y Oesterheld 2009; Oñatibia 2013). Como resultado, las plantas pastoreadas tendrían una estructura más atractiva que las no pastoreadas y serían defoliadas reiteradamente, mientras que las plantas no defoliadas serían evitadas (Paruelo et al. 2008; Oñatibia 2013). La retroalimentación entre los herbívoros y la vegetación ha sido muy documentada a nivel de parche (incluso micro-parche) de vegetación (p.ej. Bakker et al. 1984; McNaughton 1984; Cid y Brizuela 1998; Posse et al. 2000; Cingolani et al. 2005a). Sin embargo, las afirmaciones sobre la retroalimentación a nivel de planta individual y sobre los determinantes de la preferencia intra-específica (intra-poblacional) han sido en general inferidas (Paruelo et al. 1992, 2008; Oñatibia 2013). A este nivel, los controles de la defoliación no han sido puestos a prueba empíricamente en estudios de campo que manipulen la morfología de las plantas (pero ver Mingo y Oesterheld 2009 para un estudio en pastizales méxicos) y que midan los signos de defoliación por herbívoros domésticos. Este conocimiento permitiría hacer inferencias más robustas sobre el consumo selectivo de los animales.

En las estepas del Distrito Occidental de Patagonia se han descrito cambios producidos por el pastoreo ovino en las distribuciones de tamaño de los individuos de poblacionales de pastos dominantes con distinta preferencia (Oñatibia 2013). En el caso de *Poa ligularis*, que es una especie preferida en todo el rango de distribución geográfica, la heterogeneidad de tamaños es mayor cuando el pastoreo es moderado (Figura 2.1a). Se ha propuesto que esto ocurre porque la presión de pastoreo no se distribuye homogéneamente entre plantas de una misma especie, debido que la morfología (tamaño y proporción de material muerto en pie) controla en el grado de

preferencia de los individuos. De esta manera, los herbívoros generarían y mantendrían distintos morfotipos, lo que determina en gran medida las estructuras de tamaños poblacionales (Paruelo et al. 2008; Oñatibia 2013). En cambio, en una especie con un grado de preferencia intermedia (*Pappostipa speciosa*), la heterogeneidad generada por el pastoreo moderado es menos pronunciada (Figura 2.1b) y, en una especie no preferida (*Pappostipa humilis*), la heterogeneidad entre individuos no cambia en el mismo gradiente de pastoreo (Figura 2.1c). Se ha propuesto que los patrones de las dos especies de *Pappostipa* son explicados por la menor defoliación que sufren estas especies (Oñatibia 2013). En este capítulo se pusieron a prueba estas ideas sobre el pastoreo ovino guiando las estructuras poblacionales de tamaños de las especies de pastos perennes con distinta preferencia a través de la defoliación diferencial entre plantas con diferente morfología. La coexistencia de algunos individuos sobre-utilizados y otros sub-utilizados (inclusive a escasos cm de distancia, dentro del mismo parche de vegetación) ha sido propuesta como un signo de degradación (Golluscio et al. 1998a; Oñatibia 2013). Poner a prueba este mecanismo de mantenimiento de la morfología de las matas contribuye no sólo a entender los procesos a escala de población sino también a pensar herramientas de manejo que puedan lograr mayor uniformización en la disponibilidad y el uso del forraje.

El objetivo del capítulo fue estudiar si las diferencias en la morfología de las plantas dentro de una misma especie (diferencias intra-específicas) controlan la defoliación por parte de las ovejas pastoreando a cargas leves y, a su vez, si este proceso es influenciado por la identidad de la especie (diferencias inter-específicas en especies que coexisten). Adicionalmente se propuso evaluar si el momento del año (principio de verano, fin de verano, invierno y primavera) influye sobre la defoliación diferencial por parte de las ovejas de las plantas de distinta morfología y especie. La hipótesis indica

que, dentro de una misma especie, las ovejas prefieren consumir plantas individuales con alta proporción de material vivo y/o que han sido previamente pastoreadas debido a la disposición más accesible que presenta la biomasa verde de mayor calidad. Sin embargo, esto sólo se cumpliría para las especies más preferidas debido a que a cargas leves la disponibilidad de forraje por animal permite a los herbívoros ser muy selectivos en su dieta. En especies menos preferidas, cambios que conducen hacia formas con mayor proporción de material verde que esté más accesible no necesariamente promovería mayor herbivoría debido a la relativamente baja calidad de su biomasa verde.

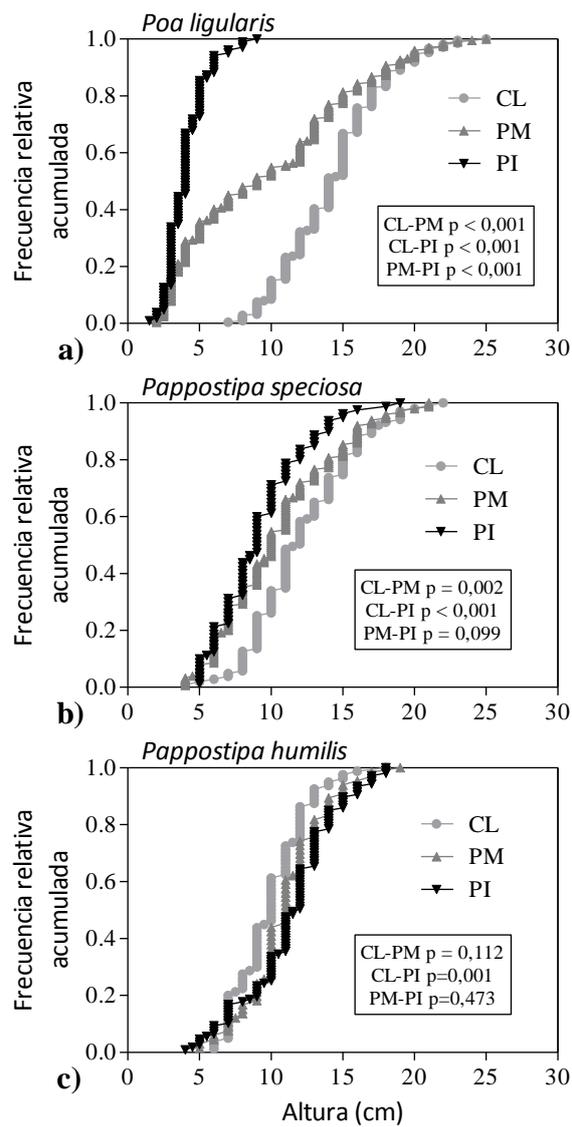


Figura 2.1. Frecuencia relativa acumulada de tamaños (altura de las hojas verdes más altas) de **a)** *P. ligularis*, **b)** *P. speciosa* y **c)** *P. humilis*, en tres intensidades históricas de pastoreo; CL: Clausura, PM: Pastoreo Moderado y PI: Pastoreo Intenso. Las tablas contienen los valores p resultantes de análisis Kolmogorov-Smirnov entre cada par de curvas. Adaptado de Oñatibia 2013.

MATERIALES Y MÉTODOS

Selección del sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en cinco lotes o cuadros (~1000 ha de tamaño cada uno) ubicados dentro del campo experimental del INTA Río Mayo (45°24' lat. S, 70°15' long. O). Las características de este sitio de estudio corresponden a las de las estepas arbustivo-graminosas del Distrito Occidental de la provincia Fitogeográfica de Patagonia descritas en el Capítulo I (Figura 1.1b). En el campo experimental del INTA la carga animal es considerada leve o moderada (0,2 ovejas.ha⁻¹.año⁻¹) (Oñatibia y Aguiar 2016). Se decidió utilizar campos pastoreados a estas cargas para evaluar la defoliación selectiva de las ovejas, debido a que manifestarían mayor selectividad que a cargas más elevadas. Esto último es acorde con los objetivos del presente estudio.

Morfología de matas como control de la defoliación en las tres especies dominantes

Para evaluar el efecto de la morfología de mata y la identidad de la especie sobre la defoliación por parte de las ovejas, se seleccionaron áreas representativas de la comunidad dominante cerca del centro de cada uno de los cinco cuadros, evitando áreas cercanas a las aguadas o alambrados debido a que en general reciben mayor presión de herbivoría que el promedio del cuadro (Capítulo IV). Para controlar que las condiciones locales de pastoreo sean moderadas, se estimó visualmente la composición de especies, la densidad de boñigas y de huellas de ovejas y la morfología de las especies preferidas. Dentro de estas áreas, se seleccionaron plantas de cada una de las tres gramíneas perennes dominantes (*P. ligularis*: alta preferencia, *P. speciosa*: preferencia intermedia y *P. humilis*: no preferida) con dos tipos de morfología contrastante, forma achaparrada y forma erecta. El primer tipo morfológico correspondió a plantas bajas, con poca biomasa muerta en pie (“atractivas”) y muchas veces previamente pastoreadas, es decir con signos de defoliación reciente (10 plantas por especie por cuadro). El segundo tipo

morfológico incluyó plantas altas, generalmente con alta proporción y cantidad de biomasa muerta en pie y evitadas (10 plantas por especie por cuadro). Las plantas seleccionadas para el experimento estaban aisladas (10 cm o más de distancia radial desde la base) para evitar efectos de plantas vecinas (p.ej. protección *sensu* Graff et al. 2007). La abundancia de estas especies dominantes en campos pastoreados moderadamente es similar entre sí (Oñatibia 2013).

Al inicio del experimento, se midió la altura de las hojas verdes más altas puestas en posición vertical y el diámetro basal mayor y su perpendicular en todas las plantas. Además, se estimó visualmente la proporción de biomasa muerta (con una escala de intervalos de 5%). Luego, se seleccionó al azar la mitad de las plantas de cada tipo morfológico, especie y campo y se les modificó su morfología. A la mitad de las plantas erectas se les realizó un corte aproximadamente a la altura de la base de la lámina, que se ubica generalmente alrededor de los 5 cm de la superficie del suelo (simulando la altura de las plantas de morfología achaparrada) y se removió el material muerto en pie (de color gris) por encima de las vainas. A estas plantas se les colocó una jaula para evitar la defoliación por herbívoros pero el tratamiento de corte y remoción de biomasa muerta se repitió anualmente (enero) de forma manual por cuatro años. A la mitad de las plantas achaparradas se les colocó una jaula individual para permitir su crecimiento sin herbivoría y acumular biomasa durante cuatro años. Las plantas restantes crecieron sin jaula ni corte de manera de mantener su morfología original. Así, se obtuvieron cuatro tratamientos: planta originalmente achaparrada (planta baja, testigo), planta erecta llevada a la forma achaparrada aplicando cortes y remoción manual de material muerto (planta alta cortada), planta achaparrada pero protegida con jaula (planta baja protegida) y planta originalmente erecta (planta alta, testigo).

Luego de cuatro estaciones de crecimiento necesarias para lograr el cambio de morfología (enero 2009-octubre 2013), principalmente debido a que las plantas bajas protegidas tardaron ese periodo de tiempo en lograr un porte equivalente a las erectas, se midió nuevamente la altura, el diámetro y se estimó visualmente el porcentaje de biomasa muerta en cada planta. A su vez, se registraron los individuos muertos y se removieron las jaulas para evaluar defoliación. Antes del inicio del experimento, los cuadros estuvieron ocupados por ovejas al menos durante un año, por lo cual la mayoría de los animales tenía experiencia previa pastoreando dentro de la comunidad donde las especies estudiadas son dominantes (G. Buono, comunicación personal). Durante el transcurso del siguiente año se evaluaron las tasas de herbivoría, registrando en cada planta la presencia o ausencia de signos de defoliación por ovejas en las hojas verdes (reciente) en cuatro fechas distintas (diciembre 2013, febrero 2014, junio 2014 y octubre 2014). La presencia de una sola hoja verde defoliada dentro de un macollo fue suficiente para indicar que el macollo presentaba signos de defoliación. Sin embargo, cuando un macollo estaba defoliado, generalmente todas las hojas verdes aparecían defoliadas por el tipo de bocado de las ovejas. Se supuso que este tipo de defoliación fue por ovejas debido a que, por un lado, el tipo de bocado se diferencia del de artrópodos por la homogeneidad en la altura de corte en las hojas. Por el otro, al decidir los lugares de muestreo, se tomó el recaudo de elegir lotes que tuvieran predominantemente a las ovejas como gran herbívoro. Para evitar la presencia de lagomorfos, los sitios de muestreo estaban ubicados en donde no han sido avistados (además de que no se vieron heces) y se supone que su abundancia es muy baja (p. ej. relativamente lejos de mallines). En la última fecha (octubre de 2014) se estimó también el grado de defoliación de cada individuo a través de una escala visual que tiene en cuenta los macollos consumidos (0 = sin defoliación, 1 = un macollo verde defoliado, 2

= más de un macollo verde defoliado pero no todos, y 3 = todos los macollos verdes defoliados) (Golluscio et al. 1998b). Además, en la época de floración (diciembre 2013) se estimó el número de inflorescencias por planta. Al finalizar el experimento (octubre de 2014) se midieron nuevamente las variables de morfología de las plantas. De esta manera se estudió el efecto de la morfología y de la historia reciente de defoliación sobre el consumo selectivo de plantas individuales así como algunos atributos del desempeño de las plantas para cada una de las especies involucradas. Cada especie fue analizada como un experimento diferente. Cada uno de los cinco cuadros que contienen los 4 tratamientos para cada especie (con 5 sub-réplicas, 20 plantas por especie en total por cuadro) son las verdaderas repeticiones ($n = 5$).

Análisis de datos

Para comprobar que se había logrado cambiar la morfología de las plantas aplicando los tratamientos de corte y remoción de biomasa de plantas altas y protección de plantas bajas en comparación con los tratamientos control, se realizaron Análisis de Varianza (ANOVA) con medidas repetidas entre los cuatro tratamientos y el tiempo (inicio y fin de la aplicación del tratamiento) para la altura de las plantas y para el porcentaje de biomasa muerta en cada una de las especies. También se realizó el mismo análisis para el diámetro promedio de las plantas, aunque fue una variable no manipulada intencionalmente. Para estos análisis se promediaron los valores de las 5 plantas de cada tratamiento y especie por cuadro sin incluir las plantas muertas, utilizando un solo valor (promedio) de la altura de las plantas, del porcentaje de biomasa muerta y del diámetro. La mortalidad de plantas (porcentaje de plantas muerta respecto de las 5 sub-réplicas) hasta finalizar la aplicación de los tratamientos (octubre 2013) se evaluó mediante ANOVA de una vía entre los cuatro tratamientos para cada especie.

La proporción de plantas defoliadas (%) se comparó entre tratamientos (después de cuatro años desde el momento en que se cambió su morfología) y entre fechas (diciembre, febrero, junio y octubre) mediante ANOVA con medidas repetidas en el tiempo para cada especie. Este análisis no fue realizado en la especie *P. humilis* debido a que no se registró ninguna planta defoliada. Para evaluar el crecimiento de las plantas sometidas a herbivoría se realizó un ANOVA de una vía para cada variable y especie, comparando el cambio que sufrieron durante un año (octubre 2013-octubre 2014) en la altura, el diámetro promedio y el porcentaje de biomasa muerta entre los cuatro tratamientos. El número de inflorescencias en la época de floración fue analizado mediante un ANOVA de una vía para cada especie entre los cuatro tratamientos. Este análisis incluyó el tamaño de la planta como covariable.

Los análisis estadísticos fueron realizados mediante el software Statistica 8.0. Se controló la normalidad de los datos y la homogeneidad de varianzas. Se utilizó el test de Tukey para comparar las medias post-hoc de los ANOVA.

RESULTADOS

Aplicación de los tratamientos

Desde el comienzo de la aplicación de los tratamientos, dentro de la especie *P. humilis* se murieron el 16% de las plantas altas cortadas (4 plantas), mientras que no hubo plantas muertas en los otros tratamientos. En *P. ligularis* sólo se murió una planta alta cortada y en *P. speciosa* se murieron una planta alta cortada y otra históricamente alta. En el resto de los tratamientos de estas dos especies no hubo plantas muertas. Es decir que no hubo mortalidad significativa de plantas durante el estudio y tampoco diferencias estadísticas.

En general, en cuatro años se logró el cambio de morfología en los tratamientos que se manipuló la arquitectura de las plantas. Ese fue el periodo que tardaron generalmente las plantas bajas en lograr el porte (altura) y acumular una cantidad de biomasa muerta similar al de las plantas históricamente altas (Figura 2.2). En todos los casos la altura y la biomasa muerta de las plantas presentaron una interacción entre tratamiento y fecha, patrón que era esperado de ser efectiva la aplicación de los tratamientos manipulativos ($p < 0,05$ en todos los casos, Figura 2.2). Al finalizar la aplicación de los tratamientos (Octubre 2013), la altura de las plantas cortadas no difirió del de plantas históricamente bajas en ninguna de las tres especies estudiadas y difirió de los otros dos tratamientos en todos los casos (Figura 2.2a, b y c). Asimismo, las plantas bajas protegidas lograron la altura de las plantas históricamente altas al finalizar la aplicación de los tratamientos en las especies *P. ligularis* y *P. speciosa* (Figura 2.2a y b). En la única especie que esto no se logró fue en *P. humilis*, donde las plantas bajas protegidas fueron en promedio casi 5 cm más bajas que las plantas históricamente altas, aunque su altura fue 6 cm mayor que en los otros dos tratamientos (Figura 2.2c). Para el porcentaje de biomasa muerta, en octubre de 2013 los valores de los tratamientos en los

que se manipuló la morfología equipararon en todos los casos a los valores de los tratamientos de morfología histórica que se quería simular. A su vez, éstos se diferenciaron significativamente de sus valores originales en enero de 2009 (Figura 2.2d, e y f).

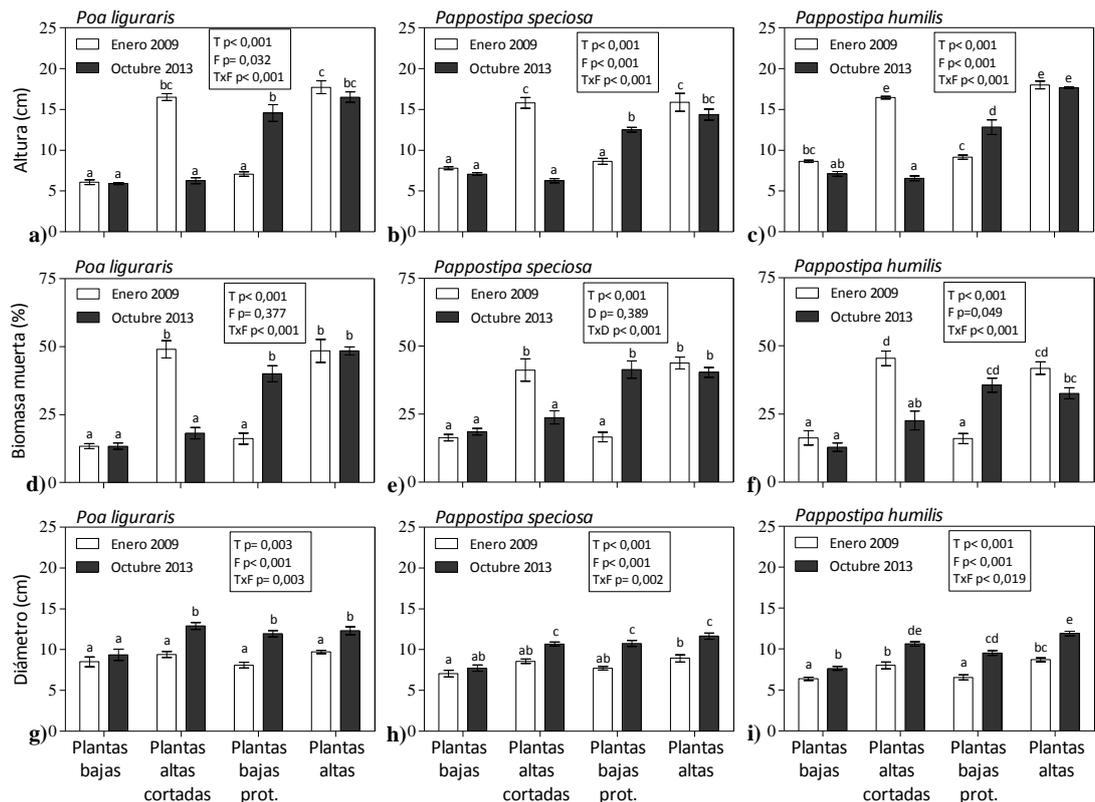


Figura 2.2. Altura de las hojas verdes más altas, porcentaje de biomasa muerta y diámetro promedio de las matas de pasto de las tres especies (*P. ligularis*, *P. speciosa* y *P. humilis*) en los cuatro tratamientos (plantas históricamente bajas, plantas altas cortadas, plantas bajas protegidas y plantas históricamente altas), al inicio (enero 2009, barras blancas) y al final de su aplicación (octubre 2013, barras negras). Las barras corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. Las tablas indican los valores p para cada especie y variable del ANOVA con medidas repetidas en el tiempo entre tratamiento (T) y fecha (F). Letras distintas indican diferencias significativas resultantes del ANOVA para cada especie y variable (test de Tukey).

El diámetro promedio de las plantas (variable no manipulada intencionalmente) fue mayor al final de la aplicación de los tratamientos que al inicio en todos los tratamientos de las tres especies, excepto en las plantas bajas de *P. ligularis* y *P.*

speciosa, en las cuales no hubo diferencias entre fechas (Figura 2.2g, h, i). En *P. ligularis* el incremento promedio en el diámetro de las matas luego de cuatro años fue de 3 cm (Figura 2.2g). En *P. speciosa* y en *P. humilis*, el diámetro aumentó aproximadamente 2,5 cm (Figura 2.2h, i).

Morfología de matas como control de la defoliación en las tres especies dominantes

El porcentaje de plantas de *P. ligularis* con signos de defoliación por ovejas en las plantas históricamente bajas y en las plantas altas cortadas no difirió entre sí y fue en promedio de 74%, casi 15 veces mayor que en las plantas bajas protegidas y en las plantas históricamente altas de esa especie (Figura 3a). En estos últimos dos tratamientos no hubo diferencias significativas entre sí en el porcentaje de plantas con signos de defoliación, que en promedio fue de 5%. Este patrón fue independiente de la fecha de medición pues no hubo interacción entre tratamiento y fecha. Sin embargo, esta especie exhibió un efecto de la fecha, independiente del efecto de los tratamientos de morfología, sobre el porcentaje de plantas defoliadas. Las plantas fueron 14% más defoliadas en junio (invierno, mínima fenofase [ver Golluscio et al. 2005b]) que en febrero (verano, máxima fenofase) y no hubo diferencias con las otras dos fechas (Figura 2.3a).

En *P. speciosa* el porcentaje de defoliación fue también mayor en las plantas bajas y en las plantas altas cortadas que en los otros dos tratamientos (Figura 2.3b). Sin embargo, los valores fueron muy inferiores a los registrados en *P. ligularis* (Figura 2.3). En las plantas bajas y en las plantas altas cortadas el porcentaje de defoliación fue de 14%, mientras que no se registraron individuos defoliados dentro de las plantas bajas protegidas y las plantas históricamente altas (Figura 2.3b). En esta especie no hubo efecto de la fecha de medición a lo largo del año sobre la defoliación. Finalmente, en la

especie *P. humilis*, no se encontraron plantas con signos de defoliación en ninguno de los tratamientos ni fechas a lo largo del año.

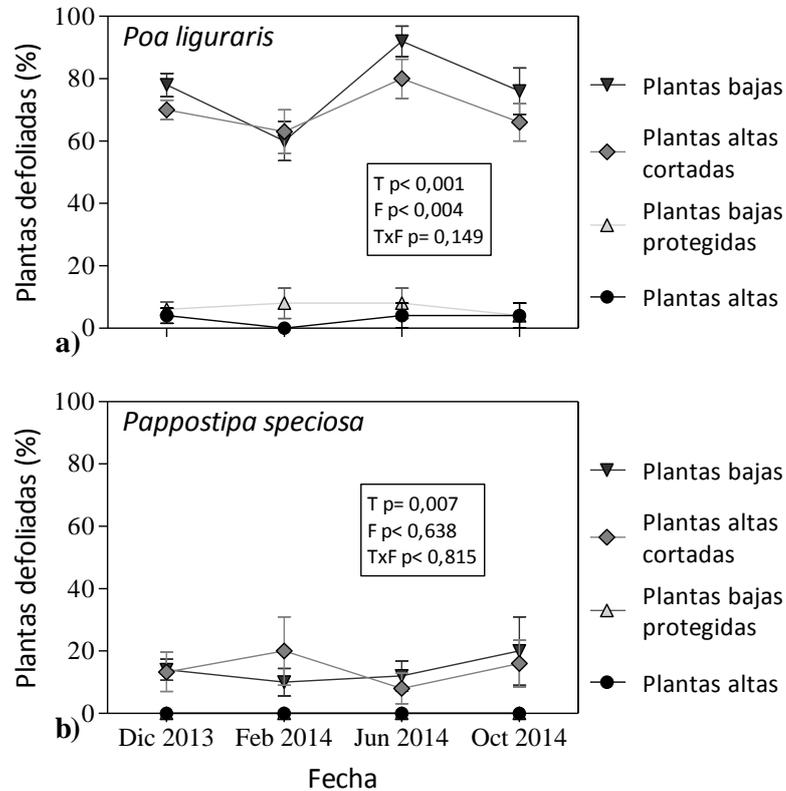


Figura 2.3. Efecto del tipo morfológico de las matas (plantas históricamente bajas, plantas altas cortadas, plantas bajas protegidas y plantas históricamente altas) sobre el porcentaje de plantas defoliadas de *P. ligularis* y *P. speciosa* a lo largo de cuatro fechas en distintas épocas del año (diciembre 2013, febrero 2014, junio 2014 y octubre 2014). Los puntos corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. Las tablas indican los valores p para cada especie del ANOVA con medidas repetidas en el tiempo entre tratamiento de morfología (T) y fecha (F).

La distribución de frecuencias del grado de defoliación muestra que en su mayoría las plantas bajas y las plantas altas cortadas de *P. ligularis* tenían un grado 2 de defoliación (ca. 40% del total de las plantas) (Figura 2.4). Entre el 16 y el 20% de las plantas de estos tratamientos tuvieron un grado de defoliación 1 y algunas plantas exhibieron un grado 3 de defoliación (ca. 10%). En *P. speciosa*, las plantas bajas y las plantas altas cortadas tenían signos de defoliación (16-20%) y de ellas

aproximadamente la mitad presentó un grado 1 de defoliación y la otra mitad un grado 2. En esta especie no hubo plantas con grado 3 de defoliación. En los otros tratamientos de esta especie y en todos los de *P. humilis* el 100% de plantas tuvo grado de defoliación 0.

Durante el año que las plantas estuvieron expuestas a la herbivoría se midieron cambios en su morfología que dependieron de la especie y de los tratamientos (Figura 2.5). La altura de las plantas altas cortadas de *P. ligularis* se incrementó en 4 cm y el cambio fue mayor que en las plantas de los otros tres tratamientos, donde la altura cambió menos de 1 cm (Figura 2.5a). En *P. speciosa* el incremento en la altura fue mayor en las plantas altas cortadas (> 3 cm) que en los otros tratamientos y, a su vez, fue mayor en las plantas bajas (ca. 1 cm) que en las plantas bajas protegidas y las plantas altas, que no se diferenciaron entre sí y su altura disminuyó levemente (Figura 2.5d). El incremento en la altura de las plantas altas cortadas y de las plantas bajas de *P. humilis* (entre 2 y 3 cm) no se diferenció entre sí y fue mayor que en las plantas bajas protegidas y las plantas altas, donde la altura disminuyó levemente (Figura 2.5g).

La biomasa muerta cambió significativamente sólo en *P. ligularis*, donde las plantas bajas protegidas incrementaron el material muerto un 12%. Sin embargo, sólo se diferenciaron significativamente de las plantas bajas y las plantas altas cortadas (Figura 2.5b). En las otras dos especies, aunque en promedio acumularon más biomasa muerta las plantas bajas protegidas, no hubo diferencias significativas entre los tratamientos (Figura 2.5e y h).

El diámetro promedio de las plantas bajas protegidas y las plantas altas cortadas de *P. ligularis* se incrementó casi 2 cm, aunque sólo se diferenciaron significativamente las plantas bajas protegidas de las plantas bajas y las plantas altas cortadas, donde el

diámetro se incrementó menos de 1 cm (Figura 2.5c). En *P. speciosa* no hubo diferencias entre los tratamientos en el cambio del diámetro de las plantas, que en promedio aumentó aproximadamente 1 cm (Figura 2.5f). Las plantas bajas protegidas y las plantas altas de *P. humilis* exhibieron el mayor incremento en el diámetro, que fue similar entre sí y aproximadamente de 2 cm. Las plantas altas cortadas tuvieron el menor incremento en su diámetro (< 1 cm) y las plantas bajas tuvieron un incremento intermedio que no difirió del resto de los tratamientos (Figura 2.5i)

Las especies *P. ligularis* y *P. speciosa* no mostraron diferencias significativas en el número de estructuras reproductivas entre los cuatro tratamientos de morfología, aunque exhibieron una tendencia ($p = 0,13$ y $p = 0,16$, respectivamente) a tener mayor cantidad de inflorescencias las plantas bajas protegidas y las plantas altas (Tabla 2.1). En *P. humilis*, las plantas altas presentaron mayor cantidad de estructuras reproductivas que los otros tres tratamientos ($p < 0,001$; Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Número de inflorescencias por planta de las tres especies en los cuatro tratamientos de morfología (plantas históricamente bajas, plantas altas cortadas, plantas bajas protegidas y plantas históricamente altas). Los valores son las medias \pm los errores estándar. Letras distintas indican diferencias significativas resultantes del ANOVA para cada especie entre los tratamientos ($p < 0,05$) (test de Tukey).

Especie	Tratamiento	Número de inflorescencias
<i>Poa ligularis</i>	Plantas bajas	16 \pm 1,5 a
	Plantas altas cortadas	23,7 \pm 4,4 a
	Plantas bajas protegidas	28,7 \pm 5,4 a
	Plantas altas	28 \pm 3,6 a
<i>Pappostipa speciosa</i>	Plantas bajas	0,5 \pm 0,4 a
	Plantas altas cortadas	1,4 \pm 0,9 a
	Plantas bajas protegidas	3,4 \pm 1,5 a
	Plantas altas	2,9 \pm 0,6 a
<i>Pappostipa humilis</i>	Plantas bajas	0,8 \pm 0,3 a
	Plantas altas cortadas	2,1 \pm 1,1 a
	Plantas bajas protegidas	3 \pm 1,4 a
	Plantas altas	9,9 \pm 1,3 b

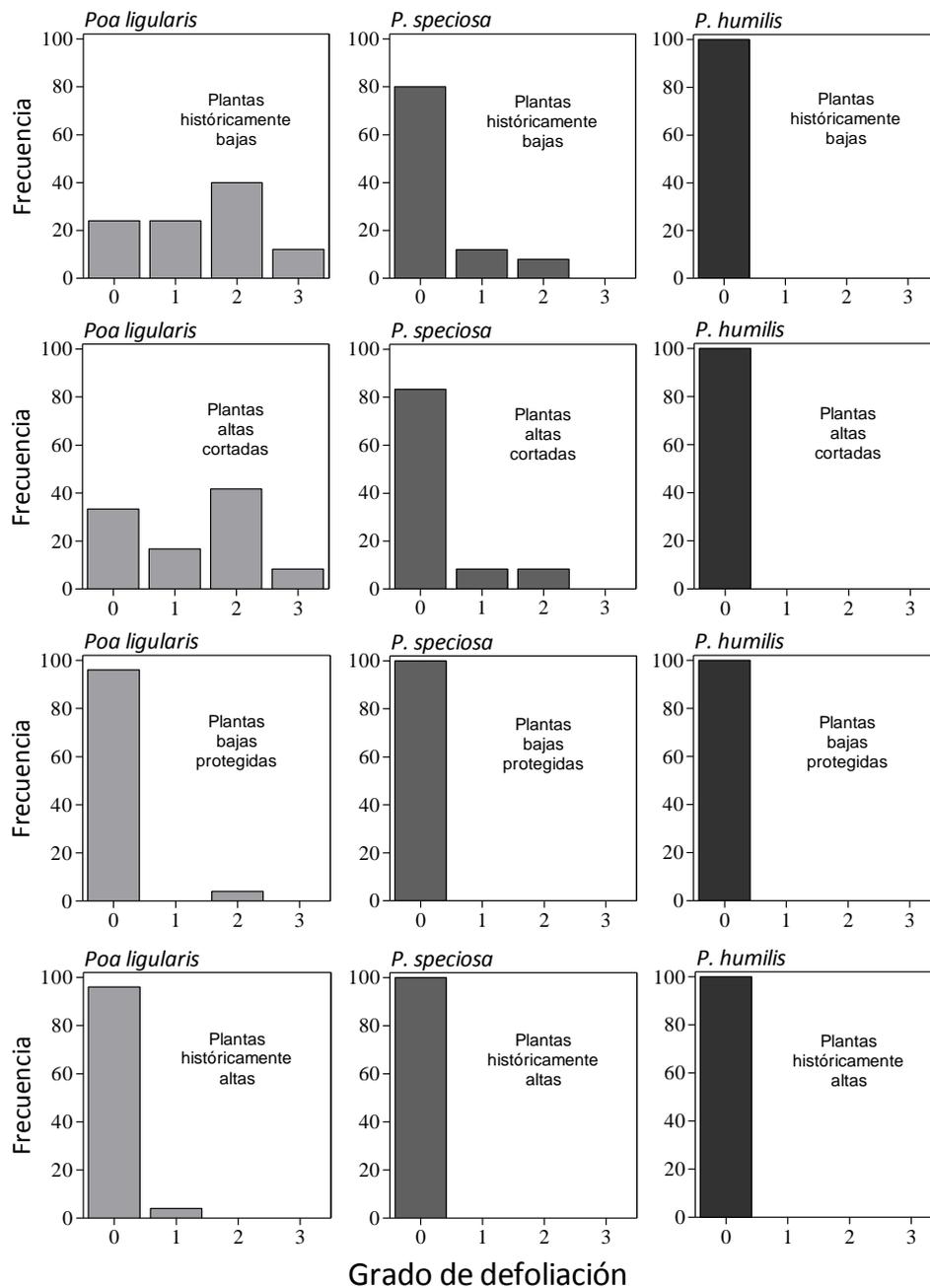


Figura 2.4. Frecuencia de grados de defoliación (0 = sin defoliación, 1 = un macollo defoliado, 2 = más de un macollo defoliado pero no todos, y 3 = todos los macollos defoliados) de plantas de *P. ligularis*, *P. speciosa* y *P. humilis* sometidas a distintos tratamientos de morfología (plantas históricamente bajas, plantas altas cortadas, plantas bajas protegidas y plantas históricamente altas) en octubre de 2014.

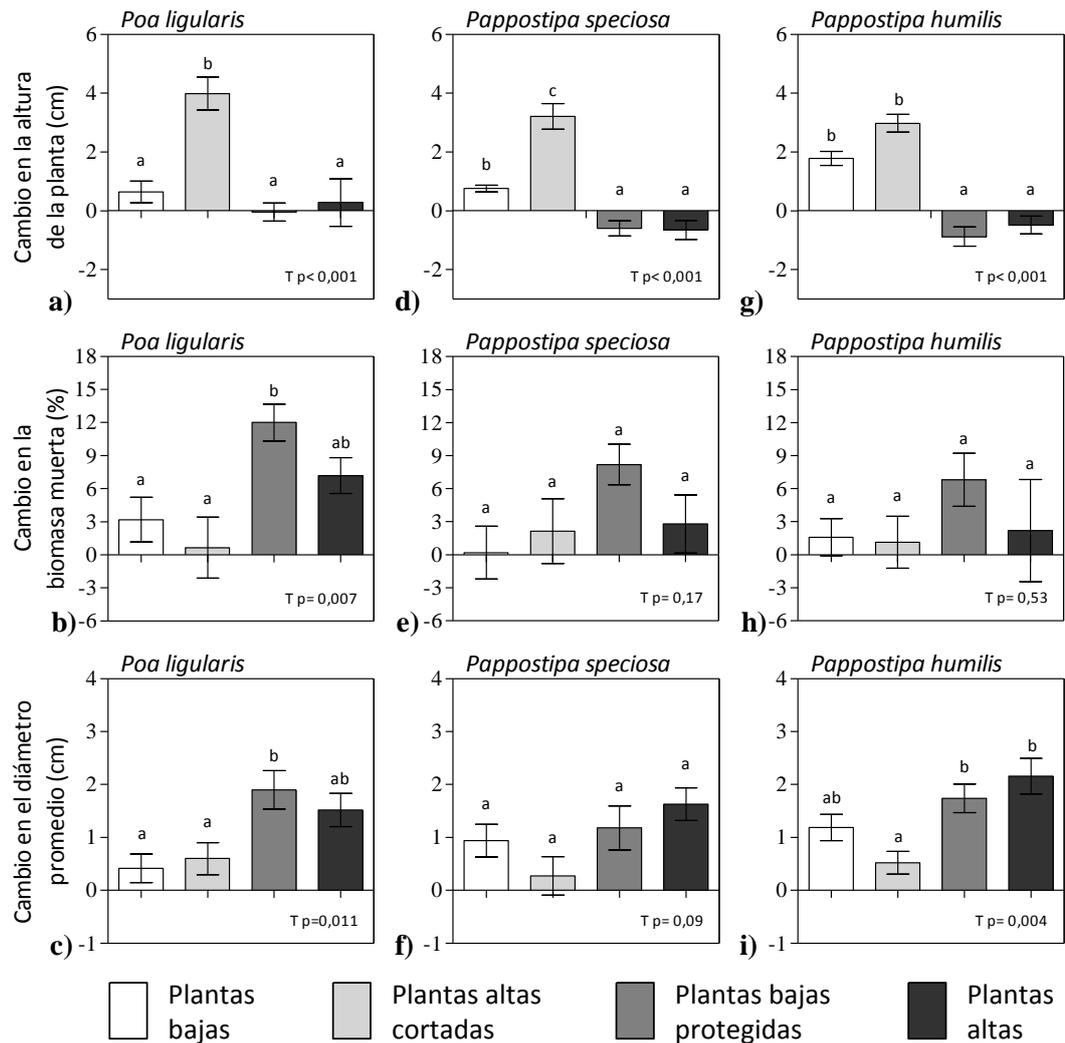


Figura 2.5. Cambio durante el año expuestas a herbivoría (desde octubre de 2013 hasta octubre de 2014) en la altura, el porcentaje de biomasa muerta y el diámetro de las plantas de pasto de las tres especies (*P. ligularis*, *P. speciosa* y *P. humilis*) en los cuatro tratamientos (plantas históricamente bajas, plantas altas cortadas, plantas bajas protegidas y plantas históricamente altas). Las barras corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) resultantes del ANOVA para cada especie y variable (test de Tukey).

DISCUSIÓN

Se ha propuesto que el ganado doméstico se comporta como un ingeniero de ecosistemas principalmente debido a su patrón de forrajeo selectivo (Derner et al. 2009; Golluscio et al. 2005a; Oñatibia 2013). En este capítulo se evaluó la relevancia de esa ingeniería por parte de herbívoros muy selectivos como las ovejas a nivel de planta individual. En particular, se estudiaron los patrones de defoliación diferencial entre individuos que reflejan la selectividad de las ovejas. Los principales resultados mostraron que la preferencia de una determinada planta por parte de las ovejas está principalmente determinada por la identidad de la especie (aunque no se comparó estadísticamente entre especies), las características morfológicas de la planta y en menor medida por el momento del año. Las especies estudiadas difieren principalmente en el contenido de nitrógeno (proteína bruta) y de lignina (Solmo et al. 1985; Adler et al. 2004; Semmartin et al. 2004; Vivanco y Austin 2006), por lo que las diferencias en el porcentaje de plantas defoliadas pueden ser atribuidas a la calidad de su biomasa. Si bien estas diferencias en defoliación específica fueron marcadas, el efecto de la morfología dentro de la especie más seleccionada fue de similar magnitud al efecto de la identidad de la especie. Es decir que las plantas de morfología alta y con mucho material muerto de la especie considerada más preferida (Bonvissuto et al. 1983; Golluscio et al. 1998a; Adler et al. 2004) evitan la herbivoría en proporciones similares a la de plantas con arquitectura más atractiva de especies menos preferidas. De esta manera, se demuestra que la accesibilidad al forraje verde (proporción de biomasa muerta en pie de la planta) es un control importante de la herbivoría a escala de planta individual. Estos resultados aportan evidencias a favor de la hipótesis estudiada y permiten hacer inferencias más robustas sobre la retroalimentación planta-herbívoro a nivel de individuo.

La comparación de los tratamientos de morfología en las distintas especies estudiadas permite proponer que, en las especies defoliadas preferencialmente, las ovejas seleccionan en mayor medida las plantas de morfología baja y con menor contenido de biomasa muerta en pie, independientemente de su historia. Las ovejas consumieron en la misma proporción las plantas históricamente bajas y con menor proporción original de tejido muerto que las plantas originalmente altas y evitadas, que fueron manipuladas con corte y remoción de biomasa muerta. Este patrón muestra que existe una retroalimentación positiva entre estos herbívoros domésticos y las plantas defoliadas, corroborando empíricamente la hipótesis del trabajo. La defoliación, al cambiar la proporción de tejidos verde de mayor calidad en relación al material senescente (Walker et al. 1989; Georgiadis y McNaughton 1990; Adler et al. 2001; Briske et al. 2008), generaría una morfología más atractiva que la de las plantas altas no defoliadas, lo que hace que sean reiteradamente seleccionadas. Si se considera una población de plantas en un área determinada, esta retroalimentación provoca una sub- y sobre-utilización de los recursos. Se ha propuesto que este patrón es una de las principales causas del deterioro de ecosistemas pastoriles (Laca 1998). En las plantas defoliadas reiteradamente, el crecimiento y la supervivencia se ven amenazados, incluso en áreas pastoreadas moderadamente (Teague y Dowhower 2003; Teague et al. 2013). Este proceso se agrava en la mayoría de las explotaciones comerciales, donde en los lotes o unidades de manejo el pastoreo es confinado, crónico y en muchos casos intenso (Briske et al. 2008).

En general, el bajo grado de defoliación de las plantas experimentales (Figura 2.4) se debería, principalmente, a que los cuadros en los que fue llevado a cabo el estudio tienen cargas animales leves, que determinan un índice de cosecha de tan sólo el 10% (Oñatibia y Aguiar 2016). En estas condiciones las ovejas son muy selectivas y, al

seleccionar su dieta, generan un fuerte estrés sólo sobre algunas plantas de las especies más preferidas. Este patrón de consumo explica la heterogeneidad generada y mantenida por el pastoreo en la distribución de tamaños de las plantas en las especies de pastos consumidas, representada en la Figura 2.1 (Oñatibia 2013). En las especies menos consumidas o directamente no consumidas (*P. speciosa* y *P. humilis*), el bajo grado de defoliación se corresponde con que en general son poco encontradas en la dieta de las ovejas en relación a su relativamente alta abundancia en el campo (Bonvissuto et al. 1983; Solmo et al. 1985; Stuth 1991; Pelliza et al. 2001).

El desempeño en términos de crecimiento de las plantas durante el tiempo que estuvieron expuestas a la herbivoría fue diferencial entre las especies y los tratamientos, principalmente dependiente de la identidad y la historia de las plantas (Figura 2.5). Las plantas que más crecieron en altura en general fueron las originalmente altas cortadas manualmente, incluso sufriendo defoliación por herbívoros. Este patrón puede ser explicado, por un lado, porque su potencial para crecer en altura no estaba tan afectado como en las plantas históricamente bajas, que estaban más debilitadas por su mayor historia de defoliación, debido a que las plantas de ecosistemas áridos mantienen relativamente constante la relación entre la biomasa aérea y la biomasa subterránea (Chapin 1980). Por otro lado, el potencial de crecimiento fue mayor al de las plantas altas o protegidas, que no crecieron en altura debido a que al inicio tenían una altura similar a su altura máxima (Oñatibia 2013). A su vez, El mayor incremento de biomasa muerta se dio en las plantas bajas protegidas (aunque esto fue solo significativo en *P. ligularis*) y puede ser explicado porque estas plantas, además de mantener la tendencia a acumular biomasa que tuvieron durante la aplicación de los tratamientos, no sufrieron defoliación que remueva su biomasa. Finalmente, las plantas de las tres especies que más crecieron en diámetro fueron las plantas que no fueron defoliadas y no tenían

historia de corte, aunque en *P. speciosa* no fueron significativas las diferencias. Por otro lado, durante la aplicación de los tratamientos (los cuatro años anteriores), las plantas de las tres especies crecieron en diámetro en todos los tratamientos menos en el de plantas bajas, probablemente debido a que el sinergismo entre la defoliación y la baja vitalidad de las mismas disminuye su capacidad de crecimiento. En la única especie que las plantas bajas crecieron en diámetro fue la no preferida (*P. humilis*, Soriano 1956; Oñatibia y Aguiar 2016) lo que se atribuye a que incluso las plantas que son accesibles y morfológicamente atractivas no son defoliadas. Asimismo, en esta especie se registró la más alta mortalidad en las plantas que fueron defoliadas manualmente, lo que indicaría que no tolera la defoliación y su mecanismo para defenderse de la herbivoría sería la resistencia o evasión (Agrawal 2000).

Los resultados de este estudio tienen algunas implicancias para el manejo de los ecosistemas áridos patagónicos en particular y de ecosistemas pastoriles áridos en general. En el sitio de estudio y en la mayoría de los ecosistemas pastoriles del mundo, la asignación del número de animales a un lote está determinada por la cantidad de forraje producido. Sin embargo, un error frecuente en esta asignación es no considerar cuán accesible está ese forraje, lo que conlleva a resultados indeseables principalmente en los índices de productividad secundaria (G. Buono, comunicación personal). En este estudio se demostró que la accesibilidad al forraje es un aspecto importante de la preferencia y consumo de las plantas individuales que debe ser tomada en cuenta para la toma de decisiones de manejo, ya que puede restringir severamente la cosecha del forraje.

Uno de los principales resultados del trabajo exhibió que el forraje producido por muchas plantas está inaccesible para las ovejas por la cantidad de material muerto que

las protege. Sin embargo, estas plantas son potencialmente forrajeras debido a que son defoliadas luego de cortarlas y remover el material muerto, al menos en la especie más preferida. Este resultado muestra que se puede aumentar la disponibilidad de forraje modificando la morfología de las plantas. Una alternativa de manejo que ha sido propuesta para lograr este objetivo es incrementar la densidad instantánea de los animales (por periodos no muy prolongados), para reducir su selectividad y remover el material muerto (defoliación intensa, pisoteo) (Hart et al. 1993a; Teague et al. 2013).

La defoliación reiterada de las plantas seleccionadas medida en este estudio puede llevar a la pérdida de vigor y debilitamiento, colocándolas en desventaja competitiva dentro de la comunidad (Provenza 2003; Teague et al. 2013). Para atenuar este efecto negativo sobre las plantas se ha propuesto alternar el pastoreo con descansos durante la temporada de crecimiento que permitan el rebrote de individuos defoliados. Se conoce que esta práctica de manejo puede tener resultados satisfactorios en el vigor de las plantas (Teague et al. 2013; Oñatibia 2013; Distel 2013; Capítulo VI). Sin embargo, no deberían realizarse exclusiones del pastoreo muy prolongadas, ya que las plantas acumularían material muerto que disminuye la accesibilidad al forraje. Como fue demostrado en este trabajo, luego de cuatro años de exclusión de la herbivoría, plantas que eran seleccionadas y consumidas, dejaron de ser atractivas al cambiar su morfología.

Finalmente cabe destacar que las prácticas de manejo mencionadas en los párrafos previos deberían ser implementadas, por un lado, manteniendo cargas animales leves a moderadas (Distel 2013; Oñatibia et al. 2015; Oñatibia y Aguiar 2016), ya que el incremento de la carga animal para aumentar la uniformidad en el consumo de plantas (en especial si es fija) tiene altos riesgos ecológicos, como el deterioro irreversible de la

vegetación y el suelo y como la disminución en la performance de los animales (Senft 1989; Hart and Ashby 1998; Holechek et al. 1999; Reece et al. 2001; Easdale y Aguiar 2012; Distel 2013). Por otro lado, a una escala mayor, también se debería tener en cuenta la distribución espacial de los animales para evitar que en algunas áreas todas las plantas estén sobre-utilizadas y en otras áreas todas sub-utilizadas (Bailey y Brown 2011; Capítulo IV).

CAPÍTULO III

Principales controles del consumo selectivo de las especies de pastos dominantes en estepas patagónicas semi-áridas

INTRODUCCIÓN

El pastoreo por herbívoros domésticos es uno de los mayores controles de la estructura y la dinámica de las comunidades en ecosistemas pastoriles (Milchunas et al. 1988; Milchunas y Lauenroth 1993; Golluscio et al 1998a; Oesterheld et al. 1999). El hábito de consumo selectivo de los herbívoros generalmente modifica el balance competitivo de las plantas, lo que lleva a cambios en la abundancia relativa de las especies o los grupos funcionales (Noy-Meir et al. 1989; Briske y Heitschmidt 1991; Anderson y Briske 1995; Moretto y Distel 1999). Estos cambios han sido bien documentados en muchas comunidades pastoreadas del mundo (Milchunas y Lauenroth 1993). En ecosistemas áridos y semi-áridos, la intensificación del pastoreo doméstico de manera sostenida en el tiempo generalmente reduce el valor forrajero de las comunidades debido a la disminución de las especies preferidas y su reemplazo por especies no preferidas (p.ej. James et al. 1999; Tobler et al. 2003; Cingolani et al. 2008; Oñatibia et al. 2015). Este impacto generalmente ocurre en conjunto con una disminución en la cobertura vegetal (Capítulo V) y un incremento en el riesgo de erosión del suelo. Por esta razón, la comprensión de los principales controles del consumo selectivo y de los patrones de preferencia de forraje por parte de los herbívoros domésticos se vuelve particularmente relevante para generar estrategias de manejo efectivas para evitar el deterioro de estos ecosistemas (Malechek y Leinweber 1972).

La selectividad de los herbívoros les permite maximizar la ingesta de energía y nutrientes por unidad de biomasa vegetal evitando la ingesta de compuestos tóxicos (McNaughton 1984; Senft 1989; Provenza 1995). Como consecuencia de este consumo selectivo, los patrones de pastoreo son desiguales a diversas escalas (Senft et al. 1985; Bailey y Brown 2011; Capítulo IV). A escalas finas, los animales seleccionan plantas individuales o partes de plantas dependiendo de la calidad de su biomasa (Stuth 1991;

Capítulo II). De esta manera, las plantas de especies preferidas son más intensamente defoliadas que las de especies menos preferidas (Provenza 1995). A escalas intermedias, los herbívoros seleccionan parches de acuerdo con la abundancia relativa de especies preferidas y su calidad nutritiva (Senft et al. 1987). Finalmente, a escalas más gruesas, los animales seleccionan paisajes dependiendo de los tipos de vegetación dominante, la topografía y/o la disponibilidad de agua (Bailey et al. 1996; Capítulo IV). Por ejemplo, las ovejas y las vacas prefieren los mallines a las estepas (Golluscio et al. 1998a; Bailey y Brown 2011). Si bien estas diferentes escalas están referidas al espacio, se corresponden también con diferentes escalas temporales a las cuales se observan los cambios introducidos por los herbívoros en el ecosistema (Senft et al. 1987). En síntesis, a todas las escalas, los herbívoros domésticos seleccionan los recursos forrajeros que les proveen la cantidad de nutrientes que requieren, con el menor contenido de toxinas y un balance energético positivo (Provenza 1995; Bailey y Brown 2011).

Se ha propuesto que la presión de pastoreo es uno de los controles más importantes de la selectividad de los herbívoros y de los impactos del pastoreo sobre la vegetación. A medida que la carga animal se incrementa de leve a intensa, la selectividad se reduce (Vallentine 1990; Wilson y Macleod 1991; Animut et al. 2005; Bailey y Brown 2011; Oesterheld y Semmartin 2011) y, por ello, la heterogeneidad de uso a nivel de parche o comunidad puede aumentar en áreas pastoreadas leve o moderadamente en comparación con áreas sin pastoreo, mientras que puede disminuir en aquellas áreas pastoreadas intensamente (Cid y Brizuela 1998). El manejo de la presión de pastoreo tiene el potencial de alterar la frecuencia y la intensidad de la defoliación. A altos niveles de carga animal, la disponibilidad de forraje por animal es baja, forzando al ganado a consumir las especies menos preferidas para mantener altas

tasas de ingesta (Hart et al. 1993b). Sin embargo, a medida que aumenta la presión de pastoreo, el rendimiento de los herbívoros puede disminuir y la vegetación puede deteriorarse, lo que representa un potencial riesgo ecológico y económico con efectos de corto y largo plazo (Senft 1989; Hart y Ashby 1998; Oñatibia et al. 2015). Además de la presión de pastoreo, el consumo selectivo de una determinada especie de planta por parte de los herbívoros domésticos puede estar influenciado por factores como la disponibilidad de forraje de esa especie y de especies alternativas, la accesibilidad al forraje, los periodos de pastoreo y la estación de pastoreo (ver revisión de Papachristou et al. 2005, para pequeños rumiantes). Sin embargo, el rol de estos controles ha sido muy poco evaluado en relación a la gran cantidad de literatura sobre el consumo total de forraje, a pesar de la relevancia de la selectividad y del uso heterogéneo de los recursos forrajeros (Soder et al. 2009). En general, las predicciones respecto de los impactos del pastoreo doméstico en ecosistemas áridos y semi-áridos son inadecuadas debido a que están basadas en el consumo promedio de biomasa, ignorando los efectos desiguales sobre las especies y las plantas individuales con diferente grado de preferencia (Paruelo et al. 2008; Capítulo II).

En las estepas patagónicas, el pastoreo por herbívoros domésticos fue introducido hace más de 100 años y desde ese momento el stock de ovejas tuvo un incremento sostenido durante más de 60 años. Sin embargo, durante las últimas décadas, la población de ovinos se redujo pronunciadamente (Soriano y Movia, 1986, Golluscio et al. 1998a). Tal reducción ha sido atribuida a causas demográficas asociadas al deterioro de los ecosistemas pastoriles patagónicos, principalmente a la disminución de la producción de forraje (Texeira y Paruelo 2006; Ares 2007). La vegetación nativa ha sido la principal fuente de forraje para las ovejas y el manejo de los rebaños ha sido extensivo, donde los animales están en la mayoría de los casos en cuadros grandes,

generalmente durante todo el año, comportándose como poblaciones “semi-naturales” (Golluscio et al. 1998a). Este tipo de manejo, junto con los patrones de pastoreo selectivo que inducen cambios en la heterogeneidad de la vegetación y cargas animales demasiado altas, están asociados con la desertificación de estos ecosistemas (Golluscio et al. 2005a). En las estepas patagónicas más húmedas (Distrito Subandino), el principal signo de degradación es la reducción de la cobertura de la especie forrajera dominante (*Festuca palleescens*) y el incremento de especies arbustivas (principalmente *Mulinum spinosum*) (León y Aguiar 1985; Aguiar et al. 1996). Estos cambios estructurales reducen la productividad primaria neta y la capacidad de carga de herbívoros de las estepas (Aguiar et al. 1996; Verón y Paruelo 2010). En las estepas patagónicas semi-áridas, co-dominadas por pastos y arbustos (Distrito Occidental), el pastoreo no incrementa la abundancia de arbustos, pero cambia la cobertura relativa de las especies de pastos, reduciendo la biomasa de las especies preferidas y la provisión de forraje para las ovejas (Cesa y Paruelo 2011; Oñatibia et al. 2015; Oñatibia y Aguiar 2016). Se ha propuesto que la principal causa de degradación de las estepas patagónicas es el hábito de pastoreo selectivo de las ovejas, aunque la evidencia experimental de campo sobre defoliación selectiva es escasa (Golluscio et al. 1998a). En estos ambientes, es particularmente relevante el estudio de los principales controles del consumo selectivo de pastos debido a que el manejo de la vegetación natural a través del ajuste del pastoreo ha sido propuesto como la mejor alternativa de uso de la tierra en relación a otros usos alternativos (Oñatibia et al. 2015; Oñatibia y Aguiar 2016).

El objetivo de este capítulo fue analizar en un estudio de campo la importancia relativa de diferentes factores en determinar la frecuencia de plantas consumidas y el grado de defoliación de tres especies nativas dominantes de las estepas patagónicas. Los factores estudiados fueron la presión de pastoreo durante el año previo (estimada a

través del consumo global de los animales [$\text{kgMS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$], en relación a la productividad promedio del sitio [$\text{kgMS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$]), la abundancia relativa de la especie foco y de las otras especies forrajeras alternativas estudiadas, la estación de pastoreo (invierno-verano) y la proporción de material muerto acumulado en los individuos. El estudio estuvo focalizado en las especies *Poa ligularis*, *Festuca palllescens* y *Pappostipa speciosa*, las cuales presentan alta, intermedia y baja preferencia relativa, respectivamente (Bonvissuto et al. 1983; Golluscio et al. 1998a; Oñatibia y Aguiar 2016). Estas especies son dominantes o co-dominantes de toda la comunidad y representan la mayor parte de la cobertura de las estepas (Jobbágy et al. 1996). La hipótesis del capítulo establece que las especies más preferidas son intensamente defoliadas bajo la gran mayoría de las condiciones pastoreadas, independientemente de la composición de la comunidad, mientras que las especies menos preferidas son consumidas sólo cuando la presión de pastoreo se incrementa y/o la disponibilidad de las especies preferidas decrece. A su vez, las plantas individuales que presentan baja cantidad de biomasa muerta acumulada son más severamente defoliadas debido a que la falta de material muerto en pie permite a las ovejas acceder y forrajear más fácilmente sobre la biomasa verde (Capítulo II).

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del sitio de estudio

El área de estudio cubre alrededor de 15.000 km² y está localizado al noroeste de la Patagonia Argentina (desde 71°10' - 70° 35' O, 41° 00' - 41° 15' S en la provincia de Río Negro hasta 71°00' - 71° 35' O, 45°40' - 45° 20' S en la provincia de Chubut) (Figura 3.1). El área corresponde a una coenoclina dominada por estepas arbustivo-graminosas y graminosas de los Distritos Occidental y Subandino (León y Facelli 1981; León et al. 1998; Puelo et al. 2004; Cesa y Puelo 2011; Capítulo I). El rango de precipitaciones va desde 160 mm al este hasta 500 mm al oeste. La vegetación en la porción este corresponde a las estepas arbustivo-graminosas co-dominadas por las especies de pastos *P. speciosa*, *P. humilis*, *P. ligularis* y *B. pictus* y las especies de arbustos *M. spinosum*, *A. volckmannii* y *S. flaginoides*. En la porción oeste, la vegetación está caracterizada por las estepas graminosas dominadas por *F. pallescens* y en menor proporción *P. ligularis* y *R. virescens* (Golluscio et al. 1982; Capítulo I). La principal transición entre estas comunidades se evidencia a través de cambios en la proporción de especies y en la dominancia de las formas de vida, los cuales son principalmente atribuidos al gradiente de precipitaciones (León y Facelli 1981; Bertiller et al. 1995).

Colección de datos

El estudio fue llevado a cabo en un grupo de lotes (70) pertenecientes a siete establecimientos y distribuidos a lo largo de toda el área descripta (Figura 3.1). El tamaño de los lotes varió entre 574 y 8317 ha (3735, en promedio), los cuales exhibieron una gran variedad de tipos de manejo del pastoreo (desde clausuras durante varios años hasta pastoreo bajo un amplio rango de cargas animales, durante diferentes estaciones del año y distintos periodos de tiempo). Para contestar las preguntas

planteadas en este capítulo, se trabajó con tres bases de datos con diferente información sobre los lotes: una base de datos de campo, con 177 censos de vegetación tomados por José Paruelo y Rodolfo Golluscio entre 1991 y 2005; una base de datos con información sobre el manejo de los lotes durante todo el año previo a la realización de cada censo (desde 1990 hasta 2005) provista por los dueños o los administradores de los campos; y una base de datos de productividad primaria estimada a partir de sensores remotos (2000-2015) para estimar con mayor precisión la presión de herbivoría.

Los censos de vegetación realizados por José Paruelo y Rodolfo Golluscio fueron hechos para estimar el grado de consumo, la densidad y la estructura de las plantas de las especies en cada lote. Para ubicar los censos dentro de cada lote, se seleccionó un área representativa de la comunidad dominante (topográfica, estructural y florísticamente homogénea) con un uso pastoril promedio, evitando áreas cerca de las aguadas y alambrados. En todos los casos, el área homogénea dentro de la cual se realizaron los censos fue mayor a 10 ha. Para controlar la condición local, se estimó visualmente la composición de especies, la densidad de heces, la morfología de las plantas de las especies preferidas, la condición de la superficie del suelo o signos de erosión y la densidad de pisadas o caminos de ovejas. Dentro de esa área, se trazó al azar una transecta de 100 m. Cada 10 m a lo largo de la transecta, se registró la planta individual más cercana al punto (dentro de un radio máximo de 5 m) de cada una de las tres especies (*P. ligularis*, *F. pallescens* y *P. speciosa*), obteniendo en la mayoría de los casos datos de 10 plantas por especie por transecta. Se midió la distancia entre cada planta y el punto de la transecta para estimar la densidad específica, que fue calculada siguiendo el método del individuo más cercano (ver Greig Smith 1983). En cada planta individual, se cuantificó la altura de las hojas verdes más altas, el perímetro basal, la proporción de biomasa muerta (con una escala de intervalos de 5%) y la defoliación. El

grado de defoliación fue estimado teniendo en cuenta la proporción de macollos consumidos en cada planta de acuerdo a una escala visual (0 = sin defoliación, 1 = un macollo defoliado, 2 = más de un macollo defoliado pero no todos, y 3 = todos los macollos defoliados) (Golluscio et al. 1998b). A su vez, se calculó la frecuencia de defoliación específica (porcentaje de plantas de cada especie con signos de defoliación por ovejas).

La base de datos sobre el manejo del pastoreo de cada lote contenía información sobre el número de animales, la especie de herbívoro doméstico (ovejas en la mayoría de los casos, pero también caballos o vacas en muy pocas situaciones), la categoría incluida en los rebaños (ovejas madre, corderos/as, borregos/as, carneros, capones) y las fechas de comienzo y fin de los periodos de pastoreo. Se estimó el consumo de forraje en cada lote ($\text{kgMS} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$) y la presión de pastoreo fue estimada a través del cociente entre el consumo y la productividad primaria neta aérea (PPNA) derivada de la base de datos de sensores remotos ($\text{kgMS} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$). Para la estimación del consumo, se utilizó la densidad animal, los días de ocupación y el consumo animal diario en función de la categoría. Como referencia, se supuso un consumo promedio de forraje de $1 \text{ kgMS} \cdot \text{día}^{-1}$ para una oveja adulta de 40 kg (Agricultural Research Council 1980). Para estimar la PPNA promedio se utilizó la integral anual promedio del índice de vegetación normalizado (IVN) de los últimos 15 años (2000-2015) obtenido a partir de datos espectrales del proyecto MODIS (ver Irisarri et al. 2012). Para esta estimación se seleccionaron entre 1 y 4 píxeles MODIS representativos de cada lote, que incluían el sitio georeferenciado donde fue realizado el censo. La cantidad de píxeles dependió de cuán homogéneo y representativo era el píxel que contenía el sitio del censo. El IVN se correlaciona estrechamente con la fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada por la vegetación verde (Sellers et al. 1992; Huete et al. 2002), que

multiplicada por la radiación fotosintéticamente activa incidente (disponible de estaciones meteorológicas), representa la radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación (RFAA). Esta última variable fue utilizada para estimar la PPNA siguiendo el modelo de Monteith (1972) de la Ecuación 3.1 (ver Grigera et al. 2007; Irisarri et al. 2012 para los detalles metodológicos).

$$PPNA = RFAA \times EUR \quad (3.1)$$

donde RFAA es la radiación fotosintéticamente activa absorbida, generalmente expresada en $\text{MJ.m}^{-2}.\text{día}^{-1}$ y EUR es la eficiencia en el uso de la radiación en gramos de materia seca. MJ^{-1} . Para este cálculo se utilizaron valores de EUR obtenidos en las estepas del mismo sitio de estudio (Baldassini et al. 2012). Los valores de PPNA en $\text{gMS.m}^{-2}.\text{día}^{-1}$ fueron convertidos a $\text{kgMS.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$ para estimar la presión de pastoreo como el cociente del consumo y la PPNA en las mismas unidades.

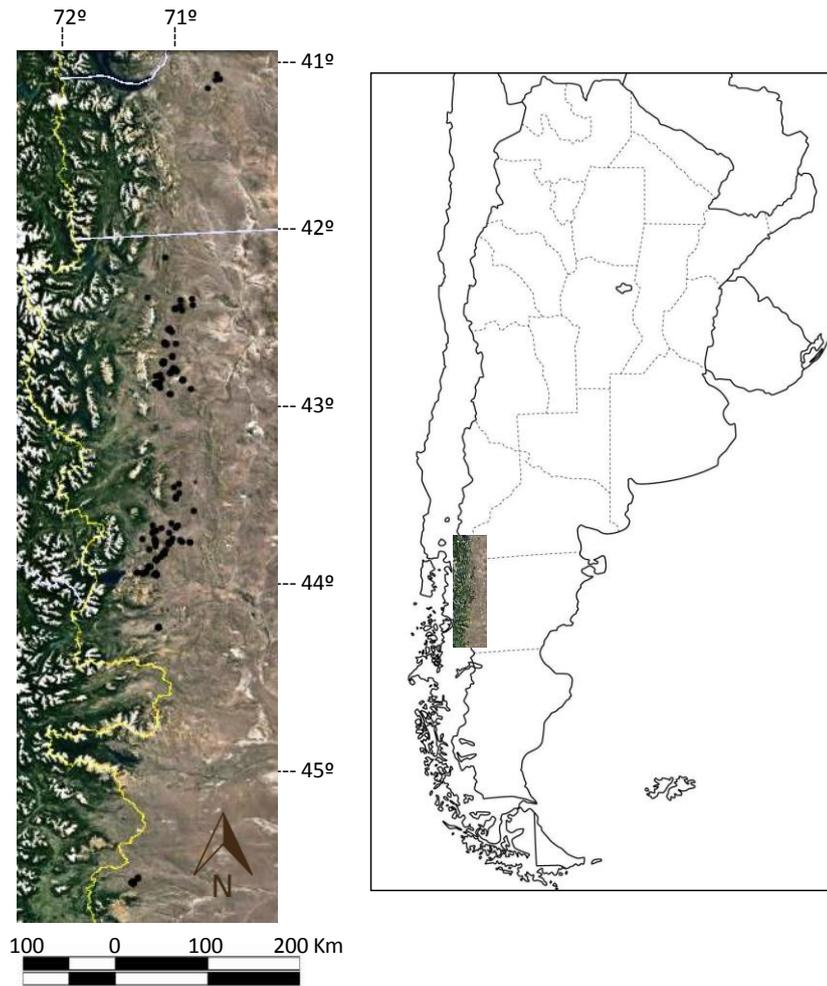


Figura 3.1. Área de estudio en el noroeste de Patagonia. Los puntos negros representan cada uno de los 177 censos.

Análisis de datos

Las respuestas de cada especie en el porcentaje de plantas defoliadas y en el grado de consumo fueron analizadas inicialmente a través de modelos no lineales simples con la presión de pastoreo (consumo a nivel de lote en función de la PPNA a nivel del sitio donde se ubicó cada transecta) como única variable predictora. Por otro lado, se utilizaron modelos no lineales que incluyeron la presión de pastoreo, la densidad de la especie en cuestión, la densidad de las otras especies forrajeras incluidas en este estudio y el porcentaje promedio de biomasa muerta de los individuos como variables predictoras (estas últimas tres variables a nivel de transecta). Asimismo, se produjeron

ajustes separados para cada nivel de la variable categórica estación en la que fueron pastoreadas las plantas por última vez antes de las mediciones (invierno; verano). Los valores de las variables de las plantas de cada transecta fueron promediados para obtener un valor promedio por censo. Se utilizaron modelos de regresión con el método de mínimos cuadrados no lineales. Estos modelos son utilizados cuando las relaciones entre las variables no se pueden linealizar mediante la transformación de los datos (Crawley 2012). Se estimaron los parámetros de modelos logísticos y exponenciales que fueron seleccionados en primera instancia de acuerdo al mejor ajuste. Los modelos exponenciales seleccionados fueron simplificados mediante la remoción de los parámetros que no mejoraban sustancialmente el ajuste siguiendo el criterio de mínimo modelo adecuado (Crawley 2012). Para ello se realizaron ANOVA entre los modelos y, cuando éstos no fueron significativamente diferentes, se seleccionó el modelo más parsimonioso, es decir, el que menos parámetros tenía. Finalmente, se evaluó si existían correlaciones entre las especies para las variables respuesta mediante análisis de correlación de Pearson. Los valores dentro de cada censo fueron promediados para obtener un valor por transecta para cada variable respuesta. Los análisis fueron realizados utilizando el software R (versión 3.2.4, funciones nls, nlsList y lm; Pinheiro 2011; R Development Core Team 2011).

RESULTADOS

La frecuencia de plantas defoliadas presentó una respuesta de saturación a medida que aumentó la presión de pastoreo en las tres especies estudiadas. Sin embargo, en cada especie el plateau de plantas defoliadas fue distinto y, a su vez, fue alcanzado a presiones de pastoreo diferentes (Figura 3.2). En *P. ligularis*, la especie más preferida de las estudiadas, se alcanzó un elevado porcentaje de plantas defoliadas (ca. 92%) a una presión de pastoreo muy baja (Figura 3.2a). En la especie de preferencia relativa intermedia, *F. palleescens*, también la frecuencia de plantas defoliadas fue alta, aunque fue más variable y el plateau fue menor y alcanzado a una presión de pastoreo mayor que en *P. ligularis* (Figura 3.2c). En la especie *P. speciosa*, de menor preferencia relativa, las ovejas no defoliaron, en promedio, más del 20% de las plantas en el conjunto de condiciones evaluadas en el estudio y la presión de pastoreo explicó un porcentaje muy bajo de la variabilidad en la frecuencia de defoliación de esta especie (Figura 3.2e). El grado de defoliación de las plantas de las tres especies exhibió el mismo tipo de respuesta que el porcentaje de plantas defoliadas, aunque fue más variable y menos explicado por la presión de pastoreo en todos los casos. La magnitud de las diferencias entre especies en el grado de consumo y la frecuencia de plantas defoliadas fueron similares (Figura 3.2b, d y f).

En la especie *P. ligularis*, el modelo no lineal más parsimonioso, que incluyó sólo la presión de pastoreo como variable predictora del porcentaje de plantas defoliadas, no difirió de los más complejos, que incluían más parámetros y variables (p.ej. densidad y % de biomasa muerta de *P. ligularis*). Este modelo explicó el 72% de la variación en el porcentaje de plantas defoliada (Figura 3.2a; Tabla 3.1). El modelo para el grado de defoliación de las plantas tampoco mejoró significativamente al incluir más predictores y explicó el 55% de la variabilidad (Figura 3b; Tabla 3.1). En *F. palleescens*, la

frecuencia de plantas defoliadas y su grado de defoliación aumentaron con la presión de pastoreo, pero disminuyeron con el porcentaje de biomasa muerta de las plantas y con el aumento en la densidad de *P. ligularis*. La incorporación de su propia abundancia como variable predictora no mejoró los modelos no lineales de manera significativa. Los modelos explicaron el 41% y el 36% de la variación en la frecuencia de plantas defoliadas y el grado de defoliación de las plantas, respectivamente (Tabla 3.1). Para la especie *P. speciosa* los modelos más parsimoniosos incluyeron al porcentaje de biomasa muerta de las plantas de la especie en cuestión y a la suma de la densidad de las otras dos especies. Esta última variable fue la principal determinante de la frecuencia de plantas defoliadas y el grado de defoliación, que disminuyeron de manera exponencial a medida que la abundancia de *P. ligularis* y *F. palleescens* aumentó. Sorpresivamente, incluir la presión de pastoreo en los modelos no mejoró significativamente el ajuste. Los modelos explicaron el 44% y el 50% de la variación en la frecuencia de plantas defoliadas de *P. speciosa* y su grado de defoliación, respectivamente (Tabla 3.1). Por último, en ninguna de las tres especies los modelos con ajustes separados según la estación en que se pastorearon las plantas difirieron significativamente de los modelos generales ni entre sí. Es decir que no hubo diferencias entre los cuadros pastoreados en invierno o en verano en la frecuencia de plantas defoliadas.

Las variables respuesta se correlacionaron positivamente entre las especies. El porcentaje de plantas defoliadas de *F. palleescens* y el de *P. ligularis* exhibieron el coeficiente de correlación más elevado (Pearson = 0,69; $p < 0,001$; $r^2 = 0,47$; $n = 83$). El grado de consumo de estas especies también estuvo correlacionado (Pearson = 0,6; $p < 0,001$; $r^2 = 0,36$; $n = 83$). Asimismo, ambas variables se correlacionaron positivamente entre *P. speciosa* y *F. palleescens* (Pearson = 0,58; $p < 0,001$; $r^2 = 0,34$; $n = 75$ para la frecuencia de plantas defoliadas y Pearson = 0,62; $p < 0,001$; 0,38 para el grado de

defoliación, $n = 72$). Finalmente, la frecuencia de defoliación y el grado de consumo de las plantas de las especies *P. speciosa* y *P. ligularis* mostraron los coeficientes de correlación más bajos (Pearson = 0,41; $p < 0,001$; $r^2 = 0,17$; $n = 69$ y Pearson = 0,36; $p < 0,001$; $r^2 = 0,13$; $n = 66$, respectivamente). En síntesis, hay una mayor correlación entre las especies más similares entre sí en términos de preferencia.

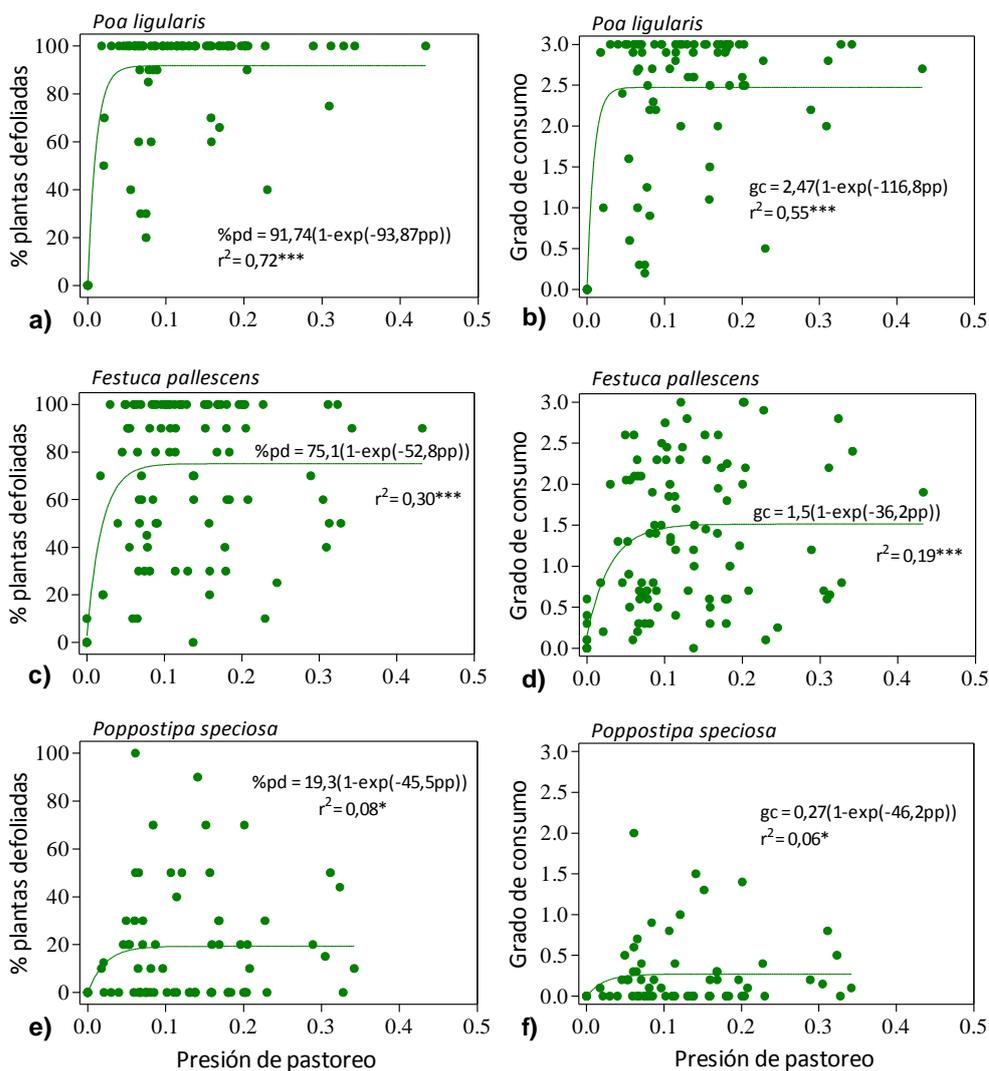


Figura 3.2. Porcentaje de plantas defoliadas y grado de consumo de las plantas de *P. ligularis* (a y b), *F. pallescens* (c y d) y *P. speciosa* (e y f) en función de la presión de pastoreo, estimada como la proporción de biomasa consumida durante todo el año previo a la fecha de medición de cada censo y la productividad promedio del sitio donde fue realizado cada censo. Cada punto representa un censo en un lote y la línea de cada panel representa la ecuación con los parámetros del modelo exponencial más simple que tiene a la presión de pastoreo (pp) como única variable predictora del porcentaje de plantas defoliadas (%pd) y del grado de consumo (gc) de cada especie. Los asteriscos al lado de los coeficientes de determinación (r^2) indican los valores p de cada regresión: (*) entre 0,05 y 0,01; (**) entre 0,01 y 0,001; (***) $< 0,001$.

Tabla 3.1. Modelos de regresión no lineales con los mejores ajustes para el porcentaje de plantas defoliadas (%pd) y el grado de consumo (gc) de las plantas de cada especie. En *P. ligularis* la única variable predictora en el modelo más parsimonioso fue la presión de pastoreo (pp). En *F. palleescens* las variables predictoras fueron la presión de pastoreo (pp), el porcentaje de biomasa muerta de las plantas de su propia especie (%mf) y la densidad de *P. ligularis*. En *P. speciosa* las variables predictoras fueron la densidad de *P. ligularis* y *F. palleescens* (df+p) y el porcentaje de biomasa muerta en las plantas de su propia especie (%mps). En la tabla se muestra en negrita cada ecuación y su r^2 . Se informa el valor de los parámetros de cada modelo con sus respectivos errores estándar, valor de T y valor p: (***) < 0,001; (**) entre 0,01 y 0,001; (*) entre 0,05 y 0,01; (#) entre 0,05 y 0,1; (ns) > 0,1. Los asteriscos al lado de los coeficientes de determinación (r^2) indican los valores p de cada modelo completo, que surge de la comparación con los modelos nulos para cada variable respuesta: (*) entre 0,05 y 0,01; (**) entre 0,01 y 0,001; (***) < 0,001.

Especie		Ecuaciones de regresión exponenciales con el mejor ajuste				
		Modelo para porcentaje de plantas defoliadas				
		%pd = a * (1 - exp(-c * pp))				
	Parámetro	Estimado	Error estándar	T-valor	p-valor	r^2
<i>Poa ligularis</i>	a	91,735	2,184	42,01	***	0,72***
	c	93,877	35,431	2,65	**	
		Modelo para grado de consumo de las plantas				
		gc = a * (1 - exp(-c * pp))				
	Parámetro	Estimado	Error estándar	T-valor	p-valor	r^2
<i>Poa ligularis</i>	a	2,475	0,088	27,935	***	0,55***
	c	116,78	100,246	1,165	ns	
		Modelo para porcentaje de plantas defoliadas				
		%pd = a - d * dp - e * %mf - b * exp(-c * pp)				
	Parámetro	Estimado	Error estándar	T-valor	p-valor	r^2
<i>Festuca palleescens</i>	a	102,766	8,32	12,353	***	0,41***
	b	58,239	10,943	5,322	***	
	c	49,64	25,46	1,97	*	
	d	2,096	0,81	2,59	*	
	e	60,57	19,23	3,15	**	
		Modelo para grado de consumo de las plantas				
		gc = a - d * dp - e * %mf - b * exp(-c * pp)				
	Parámetro	Estimado	Error estándar	T-valor	p-valor	r^2
<i>Festuca palleescens</i>	a	2,551	0,261	9,785	***	0,36***
	b	0,915	0,266	3,442	***	
	c	22,511	14,16	1,6	#	
	d	0,061	0,022	2,727	**	
	e	2,275	0,531	4,28	***	
		Modelo para porcentaje de plantas defoliadas				
		%pd = a - d * %mps + b * exp(-c * df+p)				
	Parámetro	Estimado	Error estándar	T-valor	p-valor	r^2
<i>Pappostipa speciosa</i>	a	32,856	6,323	5,196	***	0,44***
	b	70,036	13,422	5,218	***	
	c	3,815	1,592	2,396	*	
	d	0,464	0,137	3,137	**	
		Modelo para grado de consumo de las plantas				
		gc = a - d * %mps + b * exp(-c * df+p)				
	Parámetro	Estimado	Error estándar	T-valor	p-valor	r^2
<i>Pappostipa speciosa</i>	a	0,48	0,103	4,647	***	0,50***
	b	1,45	0,224	6,462	***	
	c	12,9	13,21	0,976	ns	
	d	0,007	0,002	2,838	***	

DISCUSIÓN

En este capítulo se encontraron evidencias empíricas de los principales controles del pastoreo selectivo de las ovejas a nivel de población (sobre las especies de pastos dominantes) a lo largo de una amplia región de estepas patagónicas. Los resultados indicaron que los patrones de respuesta de la frecuencia y el grado de defoliación de las plantas de pastos dependieron marcadamente de la preferencia de la especie. En la especie más preferida (*P. ligularis*), el principal determinante de la defoliación de las plantas fue la presión de pastoreo, independientemente de su abundancia y de la proporción de biomasa muerta en las plantas. Además, *F. pallescens* fue más defoliada cuanto menor proporción de material muerto tenían las plantas y cuanto menor fue la abundancia de *P. ligularis*. Es decir que al aumentar la abundancia de la especie más preferida, la especie que le sigue en preferencia fue menos consumida. En la especie menos preferida (*P. speciosa*), el porcentaje de plantas defoliadas y el grado de defoliación se relacionaron negativamente con la abundancia de las dos especies de mayor preferencia y con el contenido de biomasa muerta de las plantas, mientras que no se relacionó con la presión de pastoreo. Estos resultados apoyan la tercera hipótesis planteada, aunque no completamente debido a que en la especie más preferida el grado de consumo no dependió, como se había planteado, del material muerto de las plantas.

La especie más preferida fue muy consumida en todas las situaciones pastoreadas, incluyendo aquellas con baja presión de pastoreo. Este patrón de selección indica que, aun bajo condiciones de pastoreo consideradas leves o moderadas, la herbivoría por ovejas podría afectar negativamente a las especies que son seleccionadas, principalmente por la mayor calidad de su biomasa, y colocarlas en desventaja competitiva por la defoliación reiterada (Bonvissuto et al. 1983; Solmo et al. 1985; Golluscio et al. 1998a; Adler et al. 2004; Semmartin et al. 2004; Vivanco y Austin

2006; Capítulo II). A su vez, como consecuencia de este cambio en las habilidades competitivas, se pueden promover modificaciones en la dominancia de las especies que tienen diferente preferencia dentro de la comunidad (p.ej. Moretto y Distel 1999). Estos resultados apoyan la idea de que los ecosistemas pastoriles pastoreados continuamente pueden sufrir un deterioro gradual de su condición, debido a la reducción de la abundancia de las especies forrajeras de mayor calidad y el incremento de las menos preferidas, incluso bajo cargas animales leves o moderadas (Teague y Dowhower 2003; Oñatibia 2013; Teague et al. 2013). Para que este proceso no ocurra, se ha propuesto que los descansos al pastoreo (reducir la frecuencia de herbivoría) mejorarían el estado de las poblaciones de especies preferidas, al evitar la defoliación reiterada, y reducirían los riesgos ecológicos del pastoreo continuo sobre estas poblaciones (Moretto y Distel 1999; Paruelo et al. 2008; Capítulo II y VI).

Los resultados de la especie menos preferida indican que incrementar la intensidad de pastoreo, incluso a niveles elevados, no cambia en gran medida la frecuencia y el grado de defoliación de estas plantas. Este patrón, al menos bajo las condiciones de este estudio, contradice la idea de que incrementar la presión de herbivoría aumenta el consumo de especies poco preferidas al disminuir la disponibilidad de forraje por animal y, por lo tanto, la selectividad (Hart et al. 1993b). Manipular la presión de pastoreo, al menos dentro de los rangos estudiados, no sería suficiente para lograr una mayor utilización de este tipo de especie. Sin embargo, otras herramientas de manejo pueden ser útiles para fomentar que los animales consuman una variedad mayor de plantas. Por ejemplo, se ha demostrado que el consumo de la especie *P. speciosa*, que tienen bajo contenido de N, aumenta cuando se suplementa la dieta de manera estratégica con urea (Golluscio et al. 1998b).

A diferencia de lo que ocurrió a nivel de planta individual, donde el material muerto acumulado redujo la herbivoría de la especie más preferida (Capítulo II), la biomasa muerta de las plantas no influyó sobre la frecuencia y grado de defoliación en esta misma especie a nivel de población. Teniendo en cuenta que el rango de porcentaje de material muerto de las plantas fue similar en ambos estudios, se puede afirmar que, a nivel de especie, la presión de pastoreo es un control de mayor jerarquía y elimina el efecto del factor relacionado a la estructura de las plantas. Es decir que una elevada cantidad de biomasa muerta promedio entre las plantas dentro de un parche no es suficiente para evitar que los herbívoros visiten el parche y consuman la población de la especie preferida, indicando que su defoliación depende en mayor medida de la presión de pastoreo del lote. Este resultado, además de resaltar que la relevancia de algunos controles sobre los patrones y procesos cambia en función del nivel considerado (Levin 1992), destaca la dificultad (y muchas veces la imposibilidad o el error) de realizar extrapolaciones entre niveles o escalas (Turner et al. 2001). Esta dificultad sigue siendo un reto fundamental para la ecología (Peters et al. 2004, 2007). En el caso particular de los ecosistemas pastoriles, se ha propuesto incorporar múltiples escalas de medición en los estudios sobre pastoreo. Este tipo de enfoque (como el de la presente tesis) dará resultados más claros y reducirá las posibilidades de perder los niveles clave en los cuales el pastoreo determina el desempeño de los ecosistemas pastoriles (Laca 2009).

El nivel predictivo de los modelos específicos sobre la proporción de plantas con signos de defoliación y su grado de consumo, si bien es muy aceptable dada la gran variabilidad ambiental de la región estudiada, indica que existe una complejidad que no fue capturada con la aproximación de este estudio. La estimación de la presión de pastoreo utilizando el consumo de los animales promedio de cada lote puede ser una fuente de variabilidad no controlada, debido a que, a pesar de haber seleccionado áreas

representativas del estado de los lotes para realizar los censos, la presión de herbivoría en un área localizada puede diferenciarse, incluso en gran medida, de la presión promedio del lote (Senft et al. 1985; Bailey 2005; Teague et al. 2009, 2013; Capítulo IV). En este sentido, los resultados que muestran que la defoliación de las especies menos preferidas se correlaciona en mayor medida con la defoliación de especies más preferidas que con la presión de pastoreo, indicarían que la presión de pastoreo en el área donde fueron realizadas las transectas podría no estar bien representada por el consumo animal promedio del lote. En el Capítulo V, donde se evaluó el efecto del pastoreo a escala de parche de vegetación, se tuvo en cuenta esta complejidad y se ajustó un índice de presión de pastoreo que incluyó (además de la carga animal promedio) la densidad de heces de ovejas en el mismo lugar de los censos. De esta manera se puede incrementar la precisión en la estimación de la presión de herbivoría en el área de las mediciones. Asimismo, en el capítulo siguiente, donde se evaluó la heterogeneidad del efecto del pastoreo sobre la vegetación a diferentes distancias de la aguada dentro de lotes de diferente tamaño, también se estimó la densidad de heces a lo largo de las mismas transectas de mediciones.

CAPÍTULO IV

**El área potencial de pastoreo controla la heterogeneidad del efecto de largo plazo
de los herbívoros domésticos sobre la vegetación**

INTRODUCCIÓN

La selectividad de los herbívoros domésticos controla el uso que hacen de la oferta ambiental (Prache et al. 1998) y por ello su distribución es generalmente heterogénea a distintas escalas, especialmente en los ecosistemas pastoriles manejados extensivamente (Senft et al. 1987; Coughenour 1991; Bailey et al. 1996). Como resultado de este comportamiento, la presión de pastoreo es muy elevada en algunas áreas localizadas (i.e. la carga animal efectiva en los parches preferidos es mucho mayor a la promedio) y es muy baja o nula en otras áreas remanentes (Bailey 2004; Teague et al. 2004, 2011, 2013; Norton et al. 2013). En ecosistemas pastoriles áridos y semi-áridos, este patrón espacial de uso repetido de áreas preferidas y de evasión de las no preferidas dentro de un lote es muy marcado y ha sido identificado como uno de los principales mecanismos de degradación de los recursos (Senft et al. 1985; Ring et al. 1985; Willms et al. 1988; Schlesinger et al. 1990; Fuls 1992; Norton 1998; Golluscio et al. 2005a; Teague et al. 2013; Norton et al. 2013). En las explotaciones ganaderas, los tomadores de decisiones han estado preocupados desde hace muchos años por los efectos acumulados de la defoliación selectiva repetitiva, que contribuye a la pérdida de las especies más preferidas, al incremento de las no preferidas, a la disminución de la cobertura vegetal, a la caída en la productividad forrajera y al incremento del riesgo de erosión y/o de invasión de especies exóticas (Heady 1961; Mueggler 1972; Norton 1998; Norton et al. 2013; Teague et al. 2013). Si bien el problema del uso heterogéneo ha sido ampliamente reconocido (Vallentine 1990), los experimentos de investigación muchas veces asumen una distribución homogénea en la disponibilidad de forraje y su utilización e ignoran la heterogeneidad de los efectos del pastoreo (Norton 1998; Laca 2009).

Los principales controles que influyen la distribución espacial y, por lo tanto, los impactos heterogéneos del pastoreo dentro de un lote son la distancia a las aguadas, la variación espacial en la estructura de la vegetación (tipo de vegetación, cobertura, composición específica, cantidad y calidad de forraje), la disponibilidad de minerales, la topografía y las interacciones animales (Coughenour 1991; Bailey et al. 1996; Adler et al. 2001; Provenza 2003; Briske et al. 2008). Muchas de las acciones de manejo en los ecosistemas pastoriles buscan disminuir los impactos heterogéneos del pastoreo promoviendo una distribución más uniforme de los animales a través de la manipulación del tipo de ganado, de los animales en rodeos, de la carga animal, de los periodos de pastoreo y descanso, de los sitios de proporción de agua y suplementos y de la estructura (tamaño y forma) de los lotes (Briske y Heitschmidt 1991; Adler et al. 2001; Adler y Hall 2005; Laca 2009; Bailey y Brown 2011). Sin embargo, los impactos de algunas de estas acciones, como los efectos no lineales del tamaño de los rodeos, de los periodos de pastoreo o del tamaño de lote, que determina el área potencial de pastoreo, han sido poco evaluadas y, menos aún, sus efectos de largo plazo (Laca 2009). En este último trabajo, Laca (2009) desarrolla ideas y plantea nuevas herramientas para el manejo de la distribución y el impacto del pastoreo, entre las que se encuentra el tamaño de los lotes, proponiendo que deben ser evaluadas rigurosamente de manera empírica.

En ecosistemas áridos y semi-áridos, los lotes de las explotaciones comerciales generalmente son de gran tamaño y muchas veces tienen una única aguada (Teague y Dowhower 2003; Bailey y Brown 2011). En este contexto, el problema de los efectos del pastoreo selectivo sobre la heterogeneidad de la vegetación se exagera y el manejo a través de sistemas de pastoreo rotativos es utilizado frecuentemente para contrarrestar los efectos no deseados que deterioran los recursos forrajeros (Bailey y Brown 2011).

Sin embargo, existen muchos estudios que no evidencian diferencias significativas entre distintos manejos del pastoreo sobre variables asociadas a la utilización y a las respuestas de la vegetación, aunque, en general, los estudios utilizaron situaciones controladas, poco realistas y muchas veces en lotes de un orden de magnitud más pequeños que los cuadros de explotaciones comerciales (p.ej. Hart et al. 1993a; Norton 1998; Briske et al. 2008; Barnes et al. 2008). En contraste, algunos estudios que han evaluado estos efectos en lotes grandes, a escala de explotación comercial, encontraron diferencias entre los tratamientos de pastoreo en la cobertura de plantas, de broza, de suelo desnudo y en la composición florística (p.ej. Teague y Dowhower 2003; Jacobo et al. 2006). Estos resultados indicarían que el tamaño de los lotes controla la interacción planta-herbívoro y los patrones de respuesta de la vegetación al pastoreo. Se ha propuesto que en lotes más pequeños el uso sería más homogéneo y, por lo tanto, el efecto del pastoreo sería también más homogéneo en el espacio, incluso a densidades animales iguales (Hart et al. 1993a; Norton 1998; Barnes et al. 2008; Laca 2009; Brown y Kothmann 2009). Sin embargo, esta noción no ha sido críticamente evaluada aislando el efecto del tamaño del lote de otros factores que influyen sobre la interacción entre los herbívoros y la vegetación en lotes a escala comercial. En el siguiente párrafo se resume el estado del conocimiento empírico.

Existen pocos estudios que han evaluado el efecto del tamaño de los lotes sobre la utilización de vegetación (Norton et al. 2013) y generalmente han sido realizados en un contexto de sistemas de pastoreo, a veces con diferentes densidades animales (incluso hasta diferentes cargas animales) y distintos tiempos de ocupación (Norton 1998; Barnes et al. 2008). Con este tipo de aproximación resulta difícil separar el efecto del tamaño del lote de los efectos asociados a la presión instantánea de herbivoría, los descansos u otros efectos relacionados al comportamiento de los animales en esas

condiciones. En el trabajo de Hart et al. (1993a), se separaron estos efectos al evaluar la utilización de lotes de diferente tamaño (24 vs 207 ha) con igual carga animal de vacas en condiciones de pastoreo continuo (además de pastoreo rotativo) y se encontró que la utilización fue más equitativa en el lote pequeño. Sin embargo, el trabajo no tiene repeticiones en estos tratamientos, incluso el lote grande es de menor tamaño que las explotaciones comerciales (Barnes et al. 2008) y tiene una forma poco común, cuando este atributo también puede afectar el uso desigual de lotes con tamaños similares (Laca 2009). Estas restricciones del protocolo de experimentación debilitan las inferencias que se pueden realizar con estos resultados. Por otro lado, se ha demostrado que, a una carga animal constante, un aumento en el tamaño del lote reduce la proporción del potrero que efectivamente transitan los animales (Hunt et al. 2007). Sin embargo, en lotes más pequeños, la utilización de la vegetación no necesariamente es más homogénea, debido a la existencia de otros controles jerárquicos de la selección de la dieta (Laca 2009).

Como se mencionó en párrafos previos, las aguadas ejercen un control importante sobre la distribución y los efectos del pastoreo en el espacio, debido a que el agua es uno de los mayores factores limitantes para los animales en la mayoría de los ecosistemas pastoriles (Andrew 1988). En general, el pastoreo por herbívoros domésticos genera grandes impactos sobre la vegetación y el suelo en las áreas cercanas a los puntos de agua. En ecosistemas áridos y semi-áridos, la zona de impacto ecológico del pastoreo alrededor de las aguadas es definida como piósfera y ha sido utilizada como una aproximación de la intensidad de pastoreo (Andrew 1988). Existe una gran cantidad de estudios que evaluaron los impactos del pastoreo doméstico mediante esta aproximación y se han descrito diferentes patrones de respuesta de la vegetación a medida que se incrementa la distancia a los puntos de agua (p.ej. Andrew 1988; Bisigato y Bertiller 1997; James et al. 1999; Heshmatti et al. 2002; Bisigato et al. 2005;

Adler y Hall 2005; Todd 2006; Fensham et al. 2010). Se ha propuesto que los diferentes patrones de respuesta pueden estar mediados por el tamaño de las unidades de manejo (Heshmatti et al. 2002) y el efecto del tamaño del lote sobre las piósferas debe ser empíricamente evaluado de forma aislada de otros efectos como los de la densidad y la carga animal (Heshmatti et al. 2002; Barnes et al. 2008).

El objetivo específico de este capítulo fue evaluar de qué manera el área potencial de pastoreo (tamaño del lote) controla la heterogeneidad del efecto de los herbívoros domésticos sobre la vegetación a cargas animales y tiempos de ocupación constantes (i.e. cuán homogéneo es el impacto del pastoreo entre áreas dentro de un lote ubicadas a distancias crecientes de la aguada). Las variables de respuesta de la vegetación fueron la cobertura total de plantas perennes y su agregación en parches de vegetación, la abundancia de especies, la estructura de las poblaciones de pastos dominantes (especies forrajeras y no forrajeras) y la morfología de los individuos de estas especies de pastos. El estudio se realizó en lotes comerciales que contienen una sola aguada ubicados en un plateau (área plana topográficamente homogénea) de aproximadamente 300 km² dominado por la misma comunidad arbustivo-graminosa patagónica. Las variables respuesta evaluadas capturan los efectos de la heterogeneidad de uso en el mediano y largo plazo y han sido propuestas para monitorear procesos de deterioro y desertificación en ecosistemas áridos y semi-áridos (Rietkerk et al. 2004; Kéfi et al. 2007; Maestre y Escudero 2009). La hipótesis que guió el estudio indica que a medida que el tamaño del lote aumenta, la heterogeneidad de uso y del impacto del pastoreo también aumenta. Esto ocurre porque los parches muy seleccionados cercanos a las aguadas reciben mayor presión de herbivoría en lotes grandes que en lotes pequeños producto de la mayor concentración de animales (que además tienden a moverse en majadas), mientras que los parches más alejados son evadidos en mayor medida debido

a que resulta más difícil que los herbívoros puedan explorar toda el área. En comunidades donde el pastoreo intenso promueve reemplazo de especies y dominancia de especies no preferidas, se predice que la frontera de uso intenso alrededor de la aguada (tamaño de la piósfera) se incrementa a medida que la oferta de plantas preferidas disminuye. Esto ocurriría en mayor medida en lotes grandes, donde la presión local de herbivoría en la piósfera es mayor. También se predice que la estructura de tamaños de las poblaciones dominantes de pastos y de los parches de vegetación va a ser más uniforme a lo largo del lote (i.e. a medida que aumenta la distancia a la aguada) en las unidades de manejo más pequeñas que en los lotes grandes. Las estructuras poblacionales de los pastos son una variable de respuesta importante pues controlan la disponibilidad efectiva de forraje (Capítulo II).

MATERIALES Y MÉTODOS

Se seleccionaron tres lotes grandes (1000-1200 ha) y tres pequeños (100-120 ha) ($n = 3$), ubicados dentro del campo experimental del INTA Río Mayo ($45^{\circ}24'$ lat. S, $70^{\circ}15'$ long. O). Los alambrados que delimitan los lotes tienen más de tres décadas de instalados por lo que se asume que ha transcurrido suficiente tiempo para que la comunidad haya recibido la impronta de los animales en pastoreo dentro de los mismos. Las características de este sitio de estudio corresponden a las de las estepas arbustivo-graminosas del Distrito Occidental descritas en los Capítulos I y II (Figura 1.1b). Los lotes han estado pastoreados continuamente por ovejas y todos tienen la misma carga animal moderada ($\sim 0,2$ ovejas. ha^{-1} . año^{-1}), controlada desde hace varias décadas (Oñatibia y Aguiar 2016). La forma de los lotes evaluados es rectangular, similar a un rectángulo de proporción áurea y en todos los casos tienen una única aguada. Dentro de cada lote se trazaron transectas de 50 m de largo a 50, 100, 200, 500 y 1000 m de distancia a la aguada en los lotes chicos y a 50, 100, 200, 500, 1000 y 2000 m en los lotes grandes (Figura 4.1). Las transectas fueron ubicadas de manera perpendicular a la línea recta en que fue medida la distancia a la aguada, la cual fue considerada desde el centro de las transectas (i.e. en el punto que se ubica a 25 m de cada extremo). Las distancias a los puntos de agua fueron seleccionadas de manera de detectar las diferencias en las piósferas (Andrew 1988). A lo largo de cada transecta se estimó la cobertura total de plantas perennes y el tamaño, la densidad y la composición de los parches de vegetación (cobertura específica). Para ello se registró en 500 segmentos consecutivos de 0,1 m la cobertura de plantas perennes (identificando la especie o broza) y el suelo desnudo, que permitió estimar la distancia entre parches. Cada sección cubierta con vegetación perenne y/o broza muerta en pie a lo largo de la transecta, de al menos 0,1 m y separada al menos por 0,1 m de suelo desnudo, fue considerada un

parche. A su vez, en los mismos sitios donde se trazaron las transectas, se ubicó una parcela de 6m^2 ($30 \times 0,2$ m) por transecta donde se estimó la morfología de los individuos y la estructura poblacional de las especies de pastos dominantes. Se cuantificó la densidad específica y, en cada individuo, se midió la altura de las hojas verdes más altas, el diámetro (promedio entre el mayor y su perpendicular) y la proporción de biomasa muerta (con una escala de intervalos de 5%). La distribución de tamaños poblacional de cada especie fue caracterizada mediante la frecuencia relativa acumulada de la altura de las matas con todos los individuos de los tres lotes de cada tamaño. En estas parcelas también se estimó la densidad de heces de oveja, contando todas las boñigas (desde las recientes, de color oscuro, hasta las de varios años, de color gris claro y más pequeñas) que estaban ubicadas dentro como una aproximación de la presión de pastoreo.

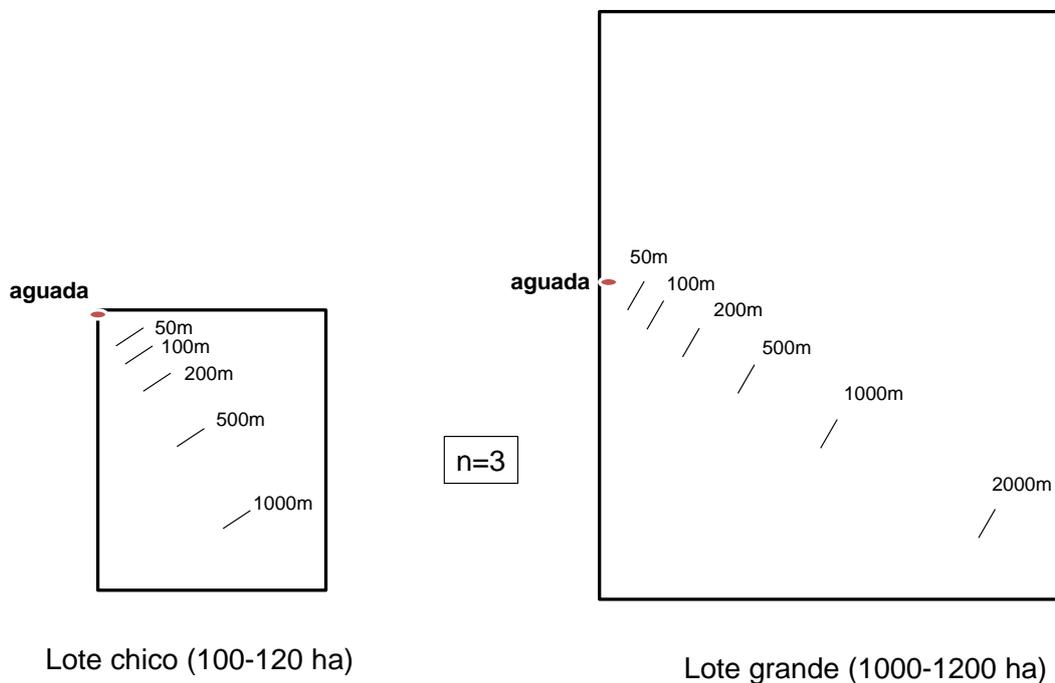


Figura 4.1. Diseño del muestreo y ubicación de las transectas a distancias crecientes de la aguada en lotes chicos y lotes grandes. El croquis representa un ejemplo para un lote chico y uno grande y está fuera escala debido a que sólo se realizó comprender el diseño.

Análisis de datos

Los datos se analizaron con análisis de regresión entre las variables de respuesta y la distancia a la aguada. Se ajustaron modelos para lotes chicos y para lotes grandes. Éstos fueron comparados entre sí (suma de cuadrados, prueba F) para evaluar si la relación entre las variables de respuesta y la distancia a la aguada difería con el tamaño del lote. Se estimaron los parámetros de modelos lineales y no lineales y se seleccionaron los modelos de mejor ajuste (suma de cuadrados), mediante el criterio de mínimo modelo adecuado, teniendo en cuenta el número de parámetros (ver Crawley 2012). Asimismo, se calculó, como índice de heterogeneidad de cada variable respuesta, la desviación media absoluta (varianza métrica), utilizando los valores de las distintas distancias a la aguada en relación al promedio del lote. Las desviaciones medias fueron comparadas con pruebas de Levene entre los lotes de diferente tamaño. Finalmente, se construyeron curvas de distribución de tamaños (frecuencia relativa acumulada) de parches y de individuos de las especies dominantes de pastos, que fueron analizadas con test de Kolmogorov-Smirnov, comparando entre lotes grandes y lotes pequeños y entre las distintas distancias a la aguada. Se utilizaron los datos de los tres lotes de cada tamaño en conjunto luego de corroborar que no había diferencias significativas entre sí (análisis de Kolmogorov-Smirnov). Para el análisis de las variables de morfología y de las distribuciones poblacionales de altura de las plantas de cada especie se tuvieron en cuenta las parcelas en las que se censaron diez o más individuos de la especie en cuestión. Los análisis fueron realizados utilizando el software R (versión 3.2.4, funciones `lm` y `nls`; Pinheiro 2011; R Development Core Team 2011).

RESULTADOS

Cobertura de plantas y parches de vegetación

La relación entre las variables de vegetación y la distancia a la aguada varió con el tamaño del lote. El efecto dependió de la variable en cuestión. La cobertura total mostró un patrón de respuesta menos marcado en lotes chicos que en lotes grandes (Figura 4.2a). Los modelos no lineales (exponenciales) que mejor explicaron los patrones en uno y otro caso difirieron marcadamente entre sí ($F = 13,5$; $p < 0,001$). Ambos tipos de lotes exhibieron una respuesta de tipo saturación en la cobertura total con el incremento de la distancia a la aguada. Sin embargo, en los lotes chicos alcanzó el plateau (ligeramente más pequeño, ver ecuación en la Figura 4.2) a una distancia menor (ca. de 200 m de la aguada) que en lotes grandes. Es decir que en los lotes chicos hubo mayor homogeneidad, principalmente fuera de la piósfera que, a su vez, es reducida. Comparativamente, en los lotes grandes se encontraron los menores valores de cobertura cerca de la aguada (alrededor de 45% de suelo cubierto). Además, en estos lotes, la cobertura tuvo un incremento mucho más paulatino a medida que aumentó la distancia a las aguadas y alcanzó el plateau a distancias mayores a los 2000 m (Figura 4.2a). La cobertura mostró diferencias marginales entre lotes de distinto tamaño en el índice de heterogeneidad ($p = 0,08$, test de Levene) a lo largo del lote, que en promedio fue mayor en lotes grandes (Tabla 4.1).

El número de parches de vegetación presentó patrones similares a la cobertura (Figura 4.2b). Los modelos no lineales difirieron entre lotes chicos y grandes ($F = 5,82$; $p = 0,003$). Por otro lado, el tamaño promedio de parches no varió significativamente con la distancia a la aguada en ningún tipo de lote (Figura 4.2c). La distancia promedio entre parches disminuyó exponencialmente con la distancia a la aguada

independientemente del tamaño de los lotes, pues los patrones no difirieron significativamente entre lotes chicos y grandes ($F = 2,07$; $p = 0,13$) (Figura 4.2d).

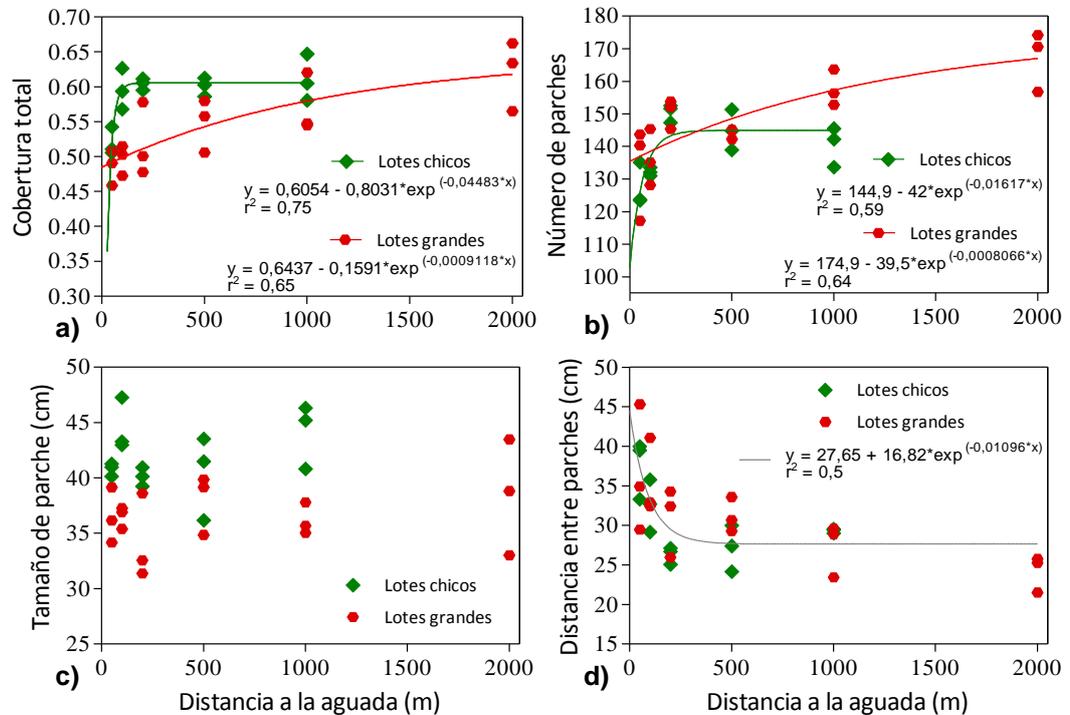


Figura 4.2. a) Cobertura total de plantas, b) número de parches, c) tamaño promedio de parches y d) distancia promedio entre parches en función de la distancia a la aguada en lotes chicos (puntos verdes) y grandes (puntos rojos). En las primeras dos variables, se muestran las ecuaciones, los coeficientes de determinación (r^2) y las líneas de los modelos seleccionados (mejor ajuste) para cada tamaño de lote debido a que tuvieron patrones significativos que difirieron entre los tamaños de lote. En el panel que muestra la distancia promedio entre parches, se presenta la ecuación y la línea del modelo que mejor ajustó para el conjunto total de datos (línea gris) debido a que los modelos con el mejor ajuste para cada tamaño de lote no difirieron entre sí.

La distribución de tamaños de parches no cambió entre lotes de diferente tamaño al comparar la frecuencia acumulada en cada una de las distancias a la aguada ($p > 0,05$ en todos los casos). Sin embargo, al comparar la distribución de tamaños incluyendo todos los parches de las diferentes distancias a la aguada a lo largo de los lotes, los lotes

grandes presentan una mayor frecuencia de parches pequeños y de tamaño intermedio que los lotes chicos (Figura 4.3).

Tabla 4.1. Efecto del tamaño de los lotes sobre la heterogeneidad a lo largo de las unidades de manejo chicas y grandes de las principales variables estudiadas (cobertura total de vegetación, cobertura específica, cobertura de broza, densidad total y específica de las especies dominantes de pastos [individuos.m⁻²] y densidad de heces [boñigas.m⁻²]), evaluada mediante test de Levene. Las diferencias significativas se indican mediante los valores p en negrita de las comparaciones entre lotes chicos y grandes para cada variable.

Variable	Especie	Tamaño de lote	Media ¹	Heterogeneidad ²	Levene valor-p
Cobertura Total		chico	0,59	0,03	0,08
		grande	0,54	0,05	
Cobertura Específica	<i>P. ligularis</i>	chico	0,13	0,05	0,16
		grande	0,07	0,06	
	<i>P. speciosa</i>	chico	0,12	0,05	0,22
		grande	0,08	0,03	
	<i>P. humilis</i>	chico	0,04	0,01	< 0,001
		grande	0,1	0,06	
	<i>P. major</i>	chico	0,06	0,03	0,029
		grande	0,08	0,05	
	<i>A. volckmannii</i>	chico	0,03	0,01	0,15
		grande	0,03	0,01	
	<i>M. spinosum</i>	chico	0,09	0,02	0,75
		grande	0,08	0,02	
	<i>S. filaginoides</i>	chico	0,04	0,04	0,22
		grande	0,03	0,03	
Broza	chico	0,08	0,02	0,032	
	grande	0,08	0,03		
Densidad de pastos		chico	13,06	1,2	0,05
		grande	11,86	2,15	
Densidad	<i>P. ligularis</i>	chico	4,82	1,19	< 0,001
		grande	3,09	2,69	
	<i>P. speciosa</i>	chico	4,46	1,43	0,82
		grande	2,92	1,52	
<i>P. humilis</i>	chico	1,8	0,63	< 0,001	
	grande	3,68	1,77		
<i>P. major</i>	chico	1,98	0,78	0,63	
	grande	2,18	0,88		
Heces	chico	20,59	6,84	0,014	
	grande	26,18	17,98		

¹ La Media es el valor promedio de la variable considerando todas las distancias a la aguada en cada tamaño de lote.

² La Heterogeneidad fue estimada a través del promedio de las desviaciones absolutas de la media (error absoluto) de cada una de las variables a lo largo de las distintas distancias a la aguada en cada tamaño de lote.

Los cambios asociados a la distancia a la aguada en la cobertura de las especies dominantes que componen los parches de vegetación dependieron de la forma de vida, de la preferencia por parte de herbívoros y del tamaño del lote (Figura 4.4). La especie de pasto dominante más preferida (*Poa ligularis*) exhibió diferencias significativas entre lotes de distinto tamaño en los patrones de cambio en la cobertura a medida que se

incrementó la distancia a la aguada ($F = 12,95$; $p < 0,001$). En lotes chicos, esta especie incrementó rápidamente la cobertura y saturó a distancias mucho más próximas a la aguada que en lotes grandes. En estos últimos, se encontraron valores muy bajos de cobertura en las proximidades de los puntos de agua (en varios sitios fue cero) y la saturación se alcanzó alrededor de los 2.000 m de distancia (Figura 4.4a). Sin embargo, el índice de heterogeneidad entre lotes chicos y grandes no varió significativamente ($p = 0,16$; Tabla 4.1). La otra especie de pasto preferida (*Pappostipa speciosa*, preferencia intermedia), mostró un incremento en la cobertura con el aumento en la distancia a la aguada y saturó a distancias intermedias tanto en lotes chicos como grandes. Sin embargo, los modelos para cada tamaño de lote fueron distintos entre sí ($p < 0,05$), principalmente debido a que el plateau fue más elevado en los lotes chicos (ca. de 5% de diferencia en la cobertura) (Figura 4.4b). En esta especies tampoco varió significativamente el índice de heterogeneidad entre lotes de diferente tamaño ($p = 0,22$; Tabla 4.1). Las especies de pastos no preferidas (*Pappostipa humilis* y *Pappostipa major*) en general decrecieron con el aumento en la distancia a la aguada en todas las condiciones, aunque la magnitud de esta disminución y el efecto del tamaño de los lotes fue idiosincrático de cada una. En lotes chicos, la cobertura de *P. humilis* se modificó muy poco a lo largo del gradiente asociado a la aguada. Contrariamente, en los lotes grandes, esta especie presentó valores muy elevados de cobertura en las áreas más cercanas a la aguada y decreció marcadamente en las áreas próximas, llegando a un plateau antes de los 500 m de distancia (Figura 4.4c). Los modelos exponenciales que mejor explicaron esta variación en lotes chicos y grandes fueron significativamente distintos ($F = 40,45$; $p < 0,001$). La cobertura de *P. major* decreció de manera menos marcada en ambos tamaños de lote y no hubo diferencia entre los modelos ($F = 1,74$; $p = 0,18$) (Figura 4.4d). Ambas especies de pastos no preferidas presentaron mayor índice

de heterogeneidad en los lotes grandes que en los chicos ($p < 0,05$ en ambos casos; Tabla 4.1).

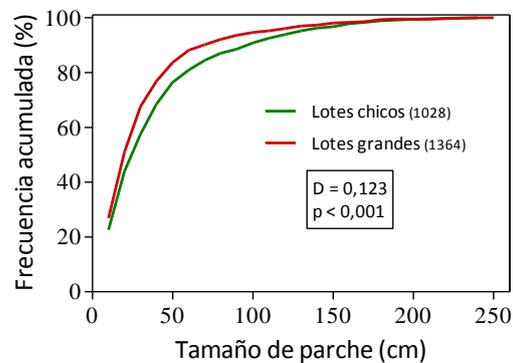


Figura 4.3. Frecuencia acumulada de tamaños de parche a lo largo de lotes chicos (línea verde) y lotes grandes (línea roja). La tabla contiene el estadístico D y el valor p resultante del análisis Kolmogorov-Smirnov entre el par de curvas. Los números entre paréntesis indican la cantidad de parches representados en cada curva.

En las especies de arbustos preferidas (*Adesmia volckmannii* y *Mulinum spinosum*, que son generalmente ramoneadas durante primavera y verano) no se registraron cambios significativos en la cobertura a lo largo de los gradientes a las aguadas en ninguno de los tipos de lote estudiados (Figura 4.4e y f). El índice de heterogeneidad de estas especies no varió entre lotes de distinto tamaño ($p > 0,05$ en ambos casos; Tabla 4.1) La cobertura de la especie de arbusto no preferida (*Senecio filaginoides*) decreció de manera similar a la de *P. major* y no hubo diferencias entre los patrones de los lotes chicos y grandes ($F = 1,88$; $p = 0,16$) (Figura 4.4g), ni en el índice de heterogeneidad ($p = 0,22$; Tabla 4.1). Finalmente, la cobertura de broza presentó patrones contrastantes en los lotes de diferente tamaño. En los lotes chicos, la cobertura se incrementó bruscamente con la distancia a la aguada en las áreas más próximas y alcanzó un plateau antes de los 200 m, siguiendo un modelo exponencial de saturación. Por el contrario, en los lotes grandes, el incremento de la cobertura de broza fue lineal, llegando a valores más elevados que en lotes chicos en las áreas más alejadas (Figura

4.4h). El índice de heterogeneidad para la cobertura de broza fue mayor en los lotes grandes ($p = 0,032$; Tabla 4.1).

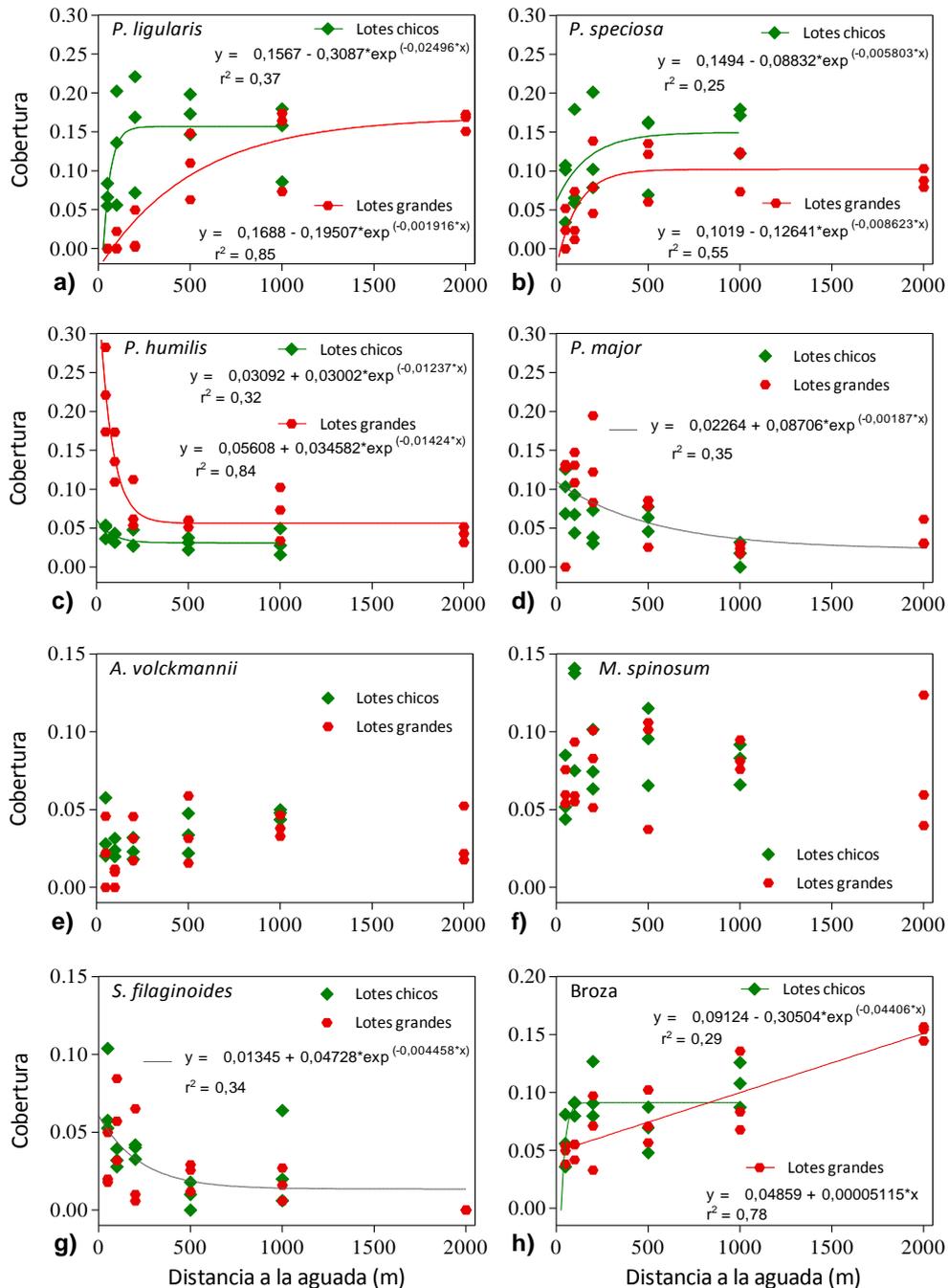


Figura 4.4. Cobertura de las especies dominantes de pastos: **a)** *P. ligularis*, **b)** *P. speciosa*, **c)** *P. humilis*, **d)** *P. major*, de arbustos: **e)** *A. volckmannii*, **f)** *M. spinosum*, **g)** *S. filaginoides* y **h)** de broza en función de la distancia a la aguada en lotes chicos (puntos verdes) y grandes (puntos rojos). En las especies que exhibieron patrones significativos, se muestran las ecuaciones, los coeficientes de determinación (r^2) y las líneas de los modelos que presentaron el mejor ajuste. En los casos en que los modelos difirieron entre los tamaños de lote, se muestran ambas ecuaciones (lotes chicos: líneas verdes y lotes grandes: líneas rojas). Cuando los modelos de los lotes chicos y grandes no difirieron entre sí, se presenta la ecuación y la línea del modelo que mejor ajustó para el conjunto total de datos (línea gris).

Estructuras poblacionales y morfología de plantas de pastos dominantes.

La densidad total de pastos (i.e. de las cuatro especies dominantes estudiadas) varió diferencialmente con la distancia a la aguada entre lotes de diferente tamaño ($F = 6,5$; $p = 0,002$) de manera similar que la cobertura total (Figura 4.5) y su índice de heterogeneidad fue mayor en los lotes grandes ($p = 0,05$; Tabla 4.1). Lo mismo ocurrió con los patrones de densidad específicos, que fueron en todos los casos similares a los de la cobertura de especies (Figura 4.6). Los modelos de lotes chicos y grandes difirieron en *P. ligularis* ($F = 17,67$; $p < 0,001$; Figura 4.6a), *P. speciosa* ($F = 5,1$; $p = 0,006$; Figura 4.6b) y *P. humilis* ($F = 19,85$; $p < 0,001$; Figura 4.6c), mientras que no se diferenciaron en *P. major* ($p > 0,05$; Figura 4.6d). El índice de heterogeneidad de la densidad específica fue mayor en los lotes grandes que en los chicos en las especies *P. ligularis* ($p < 0,001$) y *P. humilis* ($< 0,001$), mientras que no hubo diferencias entre lotes de distinto tamaño en *P. speciosa* ($p = 0,82$) y *P. major* ($p = 0,63$) (Tabla 4.1).

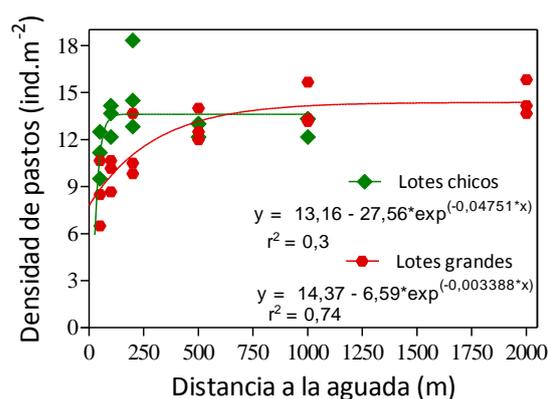


Figura 4.5. Densidad total (individuos.m⁻²) de pastos en función de la distancia a la aguada en lotes chicos (puntos verdes) y grandes (puntos rojos). Se presentan en la figura las ecuaciones, los coeficientes de determinación (r^2) y las líneas de los modelos que presentaron el mejor ajuste (exponenciales) en cada tamaño (lotes chicos: líneas verdes y lotes grandes: líneas rojas).

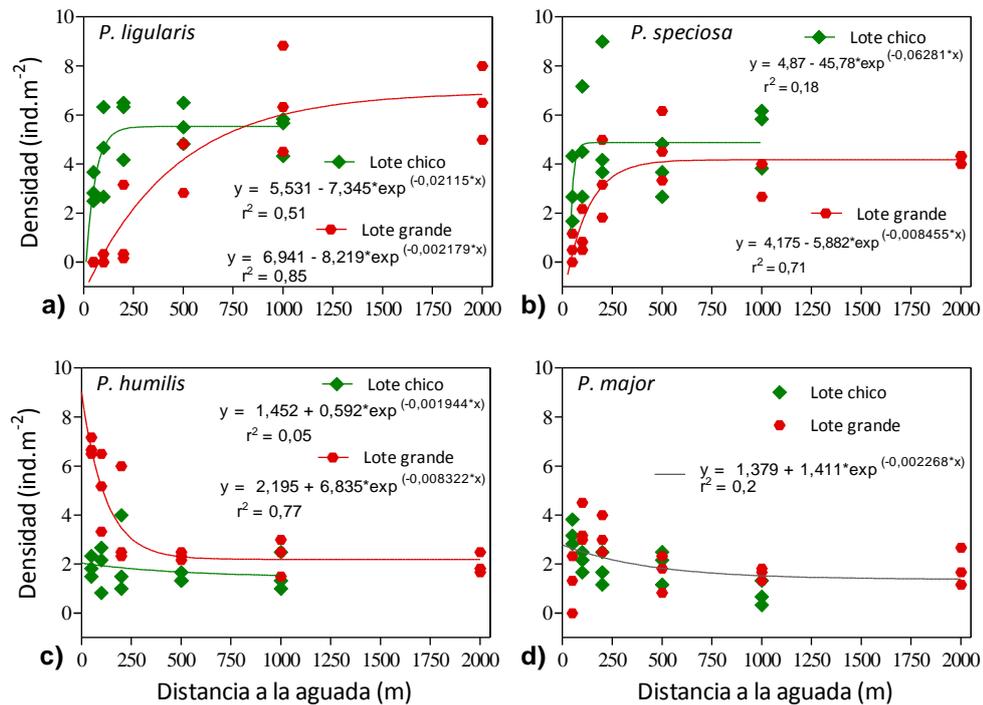


Figura 4.6. Densidad (individuos. m^{-2}) de las especies dominantes de pastos **a)** *P. ligularis*, **b)** *P. speciosa*, **c)** *P. humilis*, **d)** *P. major* en función de la distancia a la aguada en lotes chicos (puntos verdes) y grandes (puntos rojos). En las especies que los modelos difirieron entre lotes de distinto tamaño, se muestran las ecuaciones, los coeficientes de determinación (r^2) y las líneas de los modelos que presentaron el mejor ajuste en cada tamaño (lotes chicos: líneas verdes y lotes grandes: líneas rojas). En la especie en la que los modelos de los lotes chicos y grandes no difirieron entre sí (*P. major*), se presenta la ecuación y la línea del modelo que mejor ajustó para el conjunto total de datos (línea gris).

En general, la relación entre el tamaño de las plantas de pastos y la distancia a la aguada fue similar en lotes chicos y en lotes grandes, excepto en el caso de *P. ligularis*, que fue la única especie que presentó relaciones significativamente distintas en la altura de las plantas y en el porcentaje de mata muerta entre lotes de diferente tamaño ($F = 3,31$; $p = 0,04$ para la altura y $F = 3,57$; $p = 0,03$ para % de mata muerta) (Figura 4.7a y b). La estructura de tamaños de esta especie cambió a lo largo del gradiente a la aguada en menor medida en los lotes chicos que en los grandes. Dentro de los primeros, sólo hubo diferencias entre las distribuciones a 50 m y a la distancia de referencia (500 m). Se encontró mayor frecuencia de individuos pequeños y de alturas intermedias en el área más próxima a la aguada (Figura 4.8a). En cambio, en lotes grandes, si bien no se pudieron hacer comparaciones estadísticas a 50 y 100 m debido a que había pocos

individuos (<10), se encontraron diferencias en las distribuciones entre 200 y 500 m y entre 500 y 2000 m. Mientras que a 200 m se incrementó la frecuencia de individuos pequeños y medianos, a 2000 m disminuyó la frecuencia de plantas pequeñas (Figura 4.8b).

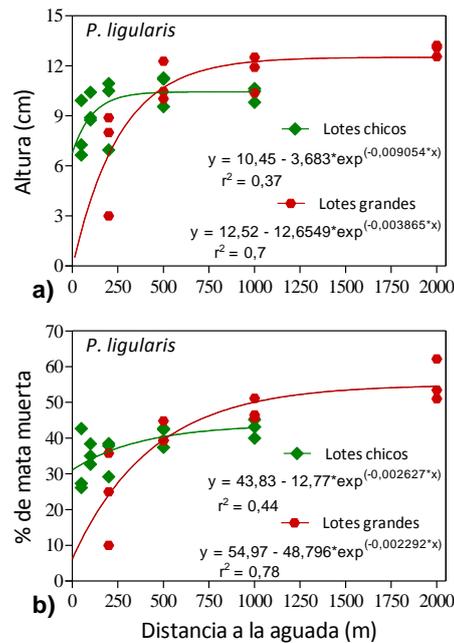


Figura 4.7. a) Altura y b) Porcentaje de mata muerta de las plantas de *P. ligularis* en función de la distancia a la aguada en lotes chicos (puntos verdes) y lotes grandes (puntos rojos). Se muestran las ecuaciones, los coeficientes de determinación (r^2) y las líneas de los modelos no lineales (exponenciales) que presentaron el mejor ajuste para cada tamaño de lote.

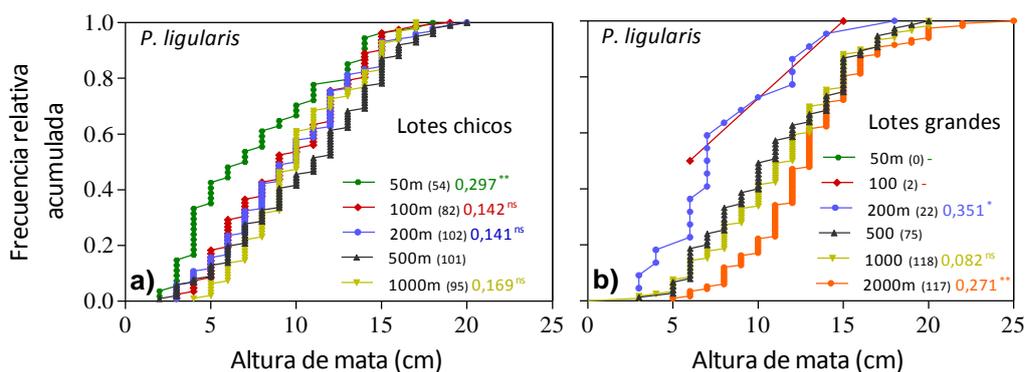


Figura 4.8. Frecuencia relativa acumulada de la altura de las plantas de *P. ligularis* a distintas distancias a la aguada en a) lotes chicos y en b) lotes grandes. Los números del color correspondiente a cada curva indican los estadísticos D resultantes de las pruebas Kolmogorov-Smirnov entre la curva de ese color y la correspondiente a 500 m de distancia a la aguada dentro de cada tamaño de lote, que fue la distancia de referencia seleccionada en la cual las distribuciones no difieren entre lotes de distinto tamaño ($D = 0,066$, $p = 0,9$). Los asteriscos al lado de los estadísticos D indican los valores p de cada comparación: (*) entre 0,05 y 0,01; (**) entre 0,01 y 0,001; (***) < 0,001; (ns) > 0,05. Los números entre paréntesis indican la cantidad de plantas representadas en cada curva.

La densidad de heces de oveja disminuyó exponencialmente con la distancia a la aguada en ambos tipos de lotes, aunque la magnitud del cambio fue diferente, en concordancia con los principales patrones de vegetación encontrados en este trabajo que son asociados con la presión de pastoreo. En los lotes chicos, el número de boñigas en las áreas más alejadas de las aguadas fue de alrededor a un tercio de los encontrados en las áreas más próximas. En cambio, en los lotes grandes, el número de boñigas fue muy elevado en las áreas más cercanas a la aguada, decreció marcadamente en áreas próximas y se redujo a menos de la décima parte en las áreas más alejadas (Figura 4.9). Los modelos exponenciales que mejor explicaron esta variación en lotes chicos y grandes fueron significativamente distintos ($F = 6,34$; $p = 0,002$). A su vez, la heterogeneidad a lo largo de los lotes en la densidad de heces fue significativamente mayor en los lotes grandes ($p = 0,014$; Tabla 4.1).

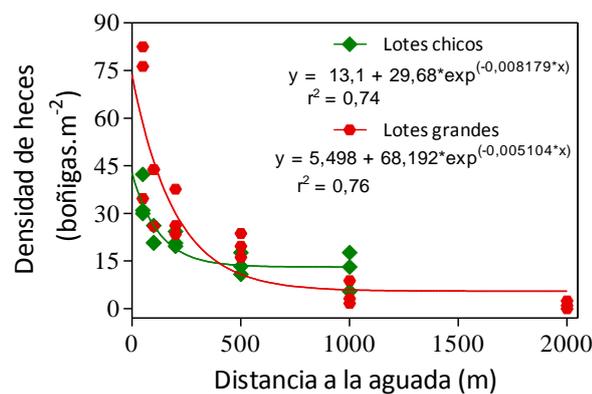


Figura 4.9. Densidad de heces de oveja (boñigas.m⁻²) en función de la distancia a la aguada en lotes chicos (puntos verdes) y lotes grandes (puntos rojos). Se muestran las ecuaciones, los coeficientes de determinación (r^2) y las líneas de los modelos no lineales (exponenciales) que presentaron el mejor ajuste para cada tamaño de lote.

DISCUSIÓN

Los principales resultados de este capítulo demuestran que el tamaño de los lotes controla el patrón espacial del efecto del pastoreo de largo plazo sobre la vegetación, medido a través de los cambios producidos por la diferente presión de pastoreo en áreas a distintas distancias de las aguadas. Si bien en todos los lotes se encontró un efecto no lineal y espacialmente desigual a medida que aumentó la distancia a las aguadas, la magnitud de este cambio fue mayor en los lotes grandes. En éstos, la cobertura de plantas y la estructura de las especies de pastos dominantes difirieron en mayor medida entre áreas cercanas y alejadas a las aguadas que en aquellos lotes más pequeños, donde las diferencias en la vegetación fueron menores. Estos impactos se corresponden con el patrón de densidad de heces, que es una aproximación de la presión de pastoreo y la distribución de los animales en el espacio. Los resultados son consistentes con la quinta hipótesis y con hipótesis planteadas en trabajos previos (Norton 1998; Barnes et al. 2008; Laca 2009; Teague et al. 2013; Norton et al. 2013), donde se propone que los animales se distribuyen más uniformemente en unidades de manejo más chicas y, por lo tanto, su impacto en el espacio es más homogéneo. Esto ocurriría debido a que en lotes de menor tamaño, los herbívoros tienen la capacidad de explorar todo el área (Norton et al. 2013) y utilizar el forraje disponible de manera más equitativa (Barnes et al. 2008; Teague et al. 2013). En cambio, en los lotes más grandes, una mayor proporción del área es inaccesible y completamente evitada, mientras que las áreas preferidas reciben una presión de pastoreo mucho mayor (Barnes et al. 2008; Laca 2009; Teague et al. 2013). Como efecto general, la capacidad de carga en lotes más pequeños se incrementaría debido a que la disponibilidad de forraje no está limitada por la distribución desigual de los herbívoros y las áreas preferidas están menos degradadas (Norton 1998; Teague et al. 2013).

Los cambios en la comunidad de plantas y el mosaico de vegetación provocados por los herbívoros domésticos a lo largo de los gradientes a los puntos de agua concuerdan con estudios previos que utilizaron otra aproximación (tratamientos discretos) para estimar el efecto de la intensidad de pastoreo en el sitio de estudio (Cipriotti y Aguar 2005; Oñatibia et al. 2015; Oñatibia y Aguiar 2016). En ambos tipos de estudios el pastoreo modificó acentuadamente la composición de especies de pastos y su abundancia, pero no cambió en gran medida ni las especies de arbustos ni la estructura del mosaico de vegetación en parches (Cipriotti y Aguar 2005; Oñatibia et al. 2015; Oñatibia y Aguiar 2016). Se ha demostrado que los pastos tienen mayor relevancia en la dieta de las ovejas y son más sensibles que los arbustos al pastoreo ovino (Golluscio et al. 1998a; Pelliza et al. 2001; Oñatibia y Aguiar 2016). En relación al tamaño de los lotes, los impactos producidos en lotes grandes generaron que la estructura de la comunidad en áreas alejadas de la aguada fuera similar a la encontrada en clausuras de más de 30 años, mientras que cerca de las aguadas, se mantuvieron características similares a áreas pastoreadas con altas cargas animales de largo plazo (Cipriotti y Aguar 2005; Oñatibia et al. 2015; Oñatibia y Aguiar 2016), incluso a más de 200 m de distancia. Contrariamente, dentro de los lotes chicos, la comunidad dominante mantuvo características estructurales similares a las encontradas en condiciones promedio de pastoreo a cargas moderadas a lo largo de todo el lote (excepto en un área reducida muy cerca de la aguada, 50 m). El pastoreo a cargas animales moderadas ha sido propuesto como la mejor alternativa de uso de la tierra en estos ambientes al maximizar la productividad y la provisión de forraje (Oñatibia et al. 2015; Oñatibia y Aguiar 2016). Además, es más sostenible que el manejo con cargas animales elevadas y con menos riesgos ecológicos, sobre todo frente a la variabilidad climática (Holechek et al. 1999; Reece et al. 2001; Easdale y Aguiar 2012). En este sentido, mantener los

animales dentro de lotes más pequeños contribuiría a que el uso moderado sea más equitativo en el espacio, maximizando sus beneficios.

El manejo de la distribución espacial de los herbívoros domésticos ha sido propuesto como la principal herramienta para incrementar la sostenibilidad de la producción ganadera (Norton 1998; Hunt et al. 2007; Bailey y Brown 2011). La desaparición de los pastores como herramienta de manejo determina la necesidad de utilizar alternativas. En este estudio se demostró que la disminución del tamaño de los lotes es una herramienta adecuada para mejorar la distribución de los herbívoros y sus efectos de largo plazo en el espacio, reduciendo las diferencias entre las áreas más impactadas y las más evitadas (Fuls 1992; Norton 1998; Barnes et al. 2008). Sin embargo, tal reducción debe estar asociada al incremento de la uniformidad de las unidades de manejo (Bailey y Rittenhouse 1989; Bailey 2005) ya que mantener áreas más pequeñas pero heterogéneas tendría efectos mínimos sobre la redistribución del ganado (Bailey y Brown 2011). En ecosistemas áridos y semi-áridos, la mayoría de los potreros son de gran tamaño y muy heterogéneos, incluso pueden tener hasta más de un tipo de paisaje o diferentes unidades de un paisaje (Teague et al. 2009; Laca 2009; Bailey y Brown 2011). Esta complejidad resalta la necesidad de alambrar áreas similares al sub-dividir los lotes para efectivamente lograr un impacto más homogéneo del pastoreo. Cuando tal sub-división no tienen en cuenta la heterogeneidad ecológica dada por los stands de las diferentes comunidades dentro del paisaje o la topografía, los efectos de la selección de hábitat de los herbívoros pueden ser incluso exacerbados (Bailey y Brown 2011). Finalmente, también se debe tener en cuenta de qué manera se limitan las estrategias de pastoreo de los herbívoros al intensificar la sub-división (Ormaechea y Peri 2015).

La mayoría de las respuestas en los atributos de vegetación evaluados en este trabajo exhibieron una respuesta no lineal a lo largo de las áreas que rodean los puntos de agua. Este tipo de respuesta ha sido descrita desde hace varias décadas (p.ej. Graetz y Ludwig 1978) y existe gran cantidad de evidencia sobre los efectos marcados del pastoreo alrededor de las aguadas, que en general promueven procesos de degradación localizada severa (ver revisión de D'Odorico et al. 2013). Sin embargo, muchas veces se ha utilizado la distancia al agua como una aproximación directa de la intensidad de pastoreo (Pickup et al. 1998; Ludwig et al. 1999). Esta aproximación ignora que el impacto del pastoreo puede ser exponencialmente más severo cerca de la aguada que en el resto del lote o, por ejemplo, que pueda existir una relación unimodal entre la distancia al agua y la utilización por parte de los herbívoros (Adler y Hall 2005). A su vez, el tamaño de las unidades de manejo puede cambiar este tipo de respuesta con implicancias particularmente relevantes para la toma de decisiones. Generalmente las decisiones de manejo consideran sólo escalas gruesas, pero utilizan información obtenida a escalas experimentales más finas mediante extrapolaciones entre escalas (Turner et al. 2001). Sin embargo, la mayoría de las aproximaciones para extrapolar entre escalas son lineales y no tienen en cuenta la complejidad de las unidades de manejo descrita en este trabajo (Turner et al. 2001; Peters et al. 2004). La extrapolación lineal entre escalas en ecosistemas pastoriles asume, por ejemplo, que 10 herbívoros en 10 ha se comportan e interactúan con el pastizal de la misma manera que 1000 herbívoros en 1000 ha, debido a que la carga animal y el sistema de pastoreo no cambian (Laca 2009). Los resultados de este trabajo muestran que esta aproximación puede tener errores graves para el entendimiento de las interacciones entre los herbívoros y la vegetación y, por otro lado, resaltan la necesidad de desarrollar

herramientas que promuevan avances en incorporar la heterogeneidad y los cambios de escala no lineales en las interacciones ecológicas (Laca 2009).

Muchos estudios proponen que la mayor densidad animal y la disminución en el tamaño de las unidades de manejo incrementan la uniformidad del uso y del efecto sobre el forraje en el marco de sistemas de pastoreo rotativo (ver revisión de Teague et al. 2013). Sin embargo, en la mayoría de los casos el incremento en la densidad animal ocurre junto con la disminución en el tamaño de los lotes y/o la disminución en la distancia máxima a los puntos de agua. Esta co-variación genera efectos confundidos. Los resultados de este trabajo evidencian que los efectos de los tratamientos de pastoreo deben ser separados de los que puede generar *per se* la diferencia en el tamaño de los lotes o de las unidades experimentales para realizar inferencias robustas sobre los diferentes sistemas de pastoreo (Hart et al. 1993a; Barnes et al. 2008). Por otro lado, este estudio aporta evidencias a favor de la idea de que la ausencia de efecto entre sistemas de pastoreo rotativos y pastoreo continuo de muchos trabajos se atribuye a que los estudios se han llevado a cabo generalmente en lotes muy pequeños, donde el potencial para detectar cambios producto de una distribución y un uso más uniformes (menor selectividad) se reduce (Norton 1998; Barnes et al. 2008; Briske et al. 2008, 2011; Teague et al. 2013; Capítulo VI).

Finalmente, cabe destacar que la selección de la dieta de los herbívoros integra varios niveles jerárquicos de comportamiento, los cuales están sujetos a diferentes controles y estímulos (Ormaechea y Peri 2015). Debido a esta complejidad, son necesarias diferentes herramientas de manejo que actúen a las distintas escalas para ejercer un mayor control sobre la selectividad, la distribución de los herbívoros y sus efectos sobre la vegetación (Hunt et al. 2007; Laca 2009). Entre las principales

herramientas que pueden ser utilizadas a distintas escalas en conjunto con la manipulación del tamaño de los lotes, además de la carga animal, la densidad y el manejo de los descansos que son las más relevantes y estudiadas (ver Capítulos II y VI), se encuentran la forma del lote, el número y distribución de aguadas, los sitios en que se proporcionan suplementos, sombra y reparo, las especies de herbívoros, el aprendizaje y comportamiento animal y el manejo de rodeos (Provenza 2003; Bailey 2004; Adler y Hall 2005; Laca 2009; Bailey y Brown 2011; Capítulo II, VI). Si bien, la distribución desigual del pastoreo puede no ser eliminada nunca (Taylor et al. 1985), a medida que el tamaño de los lotes se reduce, la relación entre el la carga animal promedio y el desempeño de los animales en interacción con la vegetación es más predecible (Laca 2009), incrementando la efectividad de diferentes herramientas en mejorar la eficiencia de utilización del forraje.

CAPÍTULO V

**El nivel de estrés regional controla el efecto del pastoreo sobre la estructura de
tamaños de los parches y la cobertura de vegetación**

INTRODUCCIÓN

La evaluación de la capacidad de los ecosistemas terrestres para responder a los disturbios, junto con la determinación de los umbrales de deterioro, es especialmente importante para prevenir dinámicas de desertificación inducidas por actividades humanas y variaciones climáticas (Reynolds et al. 2007; Kéfi et al. 2007; Maestre y Escudero 2009). En los últimos años, se ha propuesto que la cobertura de plantas perennes y su grado de agregación en parches de vegetación son los atributos más adecuados para estudiar los procesos de desertificación en las zonas áridas y semi-áridas (Rietkerk et al. 2004; Kéfi et al. 2007; Maestre y Escudero 2009). La estructura del mosaico de vegetación (i.e. la distribución de tamaños de los parches) determina el funcionamiento de estos ecosistemas (Aguar y Sala 1999), incluyendo variables como la productividad, la descomposición, la dinámica del agua, el ciclado de nutrientes y los procesos demográficos (Ludwig y Tongway 1995). El mantenimiento de este funcionamiento es altamente dependiente de la conservación de los atributos de los parches de vegetación, tales como la densidad, la forma y la distribución de tamaños, que están asociados a la cobertura total de plantas (Ludwig y Tongway 1995; Maestre y Cortina 2004).

El pastoreo por herbívoros domésticos es uno de los principales disturbios en los ecosistemas pastoriles áridos en la medida que la intensidad y la frecuencia de la herbivoría supera la que ejercían los herbívoros silvestres (Soriano et al. 1983; Ares et al. 1990; Oesterheld et al. 1992, 1999; Milchunas y Lauenroth 1993; Asner et al. 2004; Lal 2004). Estos herbívoros pueden modificar de manera directa e indirecta varios aspectos de la estructura de la vegetación, incluyendo la distribución de tamaños de los parches y la cobertura de plantas. Sin embargo, la estimación de los impactos del pastoreo es un tema controvertido en la ecología de los ecosistemas pastoriles (Belsky

1992; Milchunas y Lauenroth 1993; Oesterheld et al. 1999; Taddese et al. 2002; Briske et al 2008) y sus efectos sobre la estructura de los parches de vegetación en ecosistemas áridos han sido inconsistentes (p.ej. Bisigato y Bertiller 1997; Cipriotti y Aguiar 2005). El pastoreo afecta a las plantas individuales y por ello a las estructuras de tamaños poblacionales de las especies que forman los parches de vegetación. Estos efectos varían con la presión de pastoreo y con las características de las plantas que les confieren de alguna manera mayor o menor defensa contra la herbivoría (Stuth 1991; Agrawal 2000; Oñatibia 2013; Capítulos II, III, IV; Amengual y Oñatibia en prep.). Asimismo, se ha propuesto que los efectos del pastoreo sobre la vegetación dependen del nivel de estrés regional por recursos (p.ej. agua), el cual interactúa con las características de las plantas asociadas con la resistencia al estrés (que también son el resultado de la historia evolutiva de pastoreo) en la determinación de la composición de las comunidades y de las respuestas de la vegetación al pastoreo doméstico (Milchunas et al. 1988; Louthan et al. 2013). La interacción entre el estrés por recursos y el estrés por pastoreo se ha estudiado mediante hipótesis desarrolladas y puestas a prueba generalmente a nivel de planta individual (p.ej. Maschinski y Whitham 1989) o a nivel de composición o producción de la comunidad (p.ej. Milchunas et al. 1988; Milchunas y Lauenroth 1993). Sin embargo, es poca la evidencia sobre cómo el pastoreo afecta la estructura de tamaños de parche y la cobertura de plantas a lo largo de gradientes de estrés regional.

En general, las aproximaciones utilizadas para evaluar el efecto del pastoreo sobre la vegetación comparan áreas clausuradas con áreas pastoreadas, sin una caracterización precisa de la presión de pastoreo (Milchunas y Lauenroth 1993). Sin embargo, es evidente que para poner a prueba las hipótesis sobre el efecto del pastoreo a lo largo de gradientes regionales de estrés, se requieren experimentos que contemplen varios

niveles de intensidad de pastoreo de manera controlada y consistente a lo largo de gradientes de disponibilidad de recursos (Milchunas et al. 1988; Oesterheld y Semmartin 2011). La intensidad de pastoreo puede ser un mecanismo importante en determinar el impacto de los herbívoros sobre la vegetación (Oesterheld y Semmartin 2011; Capítulo III). A su vez, la abundancia y diversidad de herbívoros (intensidad de pastoreo) puede cambiar a lo largo de gradientes de estrés regional, afectando diferencialmente las respuestas de la vegetación cuando comparamos con situaciones sin pastoreo (Cyr y Face 1993; Bråthen et al. 2007; Oesterheld y Semmartin 2011; Louthan et al. 2013). Algunos estudios han reportado diferentes niveles de carga animal histórica a escala de lote o potrero como tratamientos discretos (p.ej. Fynn y O'Connor 2000; Oñatibia et al. 2015), mientras que otros estudios utilizaron un índice indirecto como la densidad de heces para estimar la intensidad de pastoreo de forma más localizada (p.ej. von Müller et al. 2012). En este trabajo se utilizó el mismo herbívoro (oveja) a lo largo de un gradiente de estrés ambiental y un índice que combina las dos aproximaciones mencionadas para capturar el efecto de la carga animal de los últimos 20 años de cada lote y la presión local de pastoreo durante los últimos cinco años en el área donde se llevaron a cabo las mediciones. De esta manera, la presión de pastoreo fue controlada y utilizada como variable predictiva, obteniendo el mismo rango de presión de pastoreo de ovejas (desde exclusiones permanentes a lotes con historia de pastoreo intenso) en tres comunidades con diferente nivel de estrés.

El objetivo de este capítulo fue estudiar el efecto del pastoreo sobre la estructura de parches de vegetación en tres comunidades ubicadas a lo largo de un gradiente de estrés regional. Particularmente, se estimó el efecto de la presión de pastoreo ovino sobre la densidad de parches, la distribución de tamaños de parche, la cobertura de la vegetación y las respuestas de las especies dominantes que componen los parches en

tres estepas con diferente régimen de precipitaciones. La hipótesis indica que el efecto del pastoreo (grado de cambio en las variables de la vegetación) depende de la comunidad de plantas en relación con el nivel de estrés. Los cambios producidos al incrementarse la presión de pastoreo son menores en comunidades con mayor nivel de estrés (menor productividad), debido a que las características de las especies dominantes adaptadas a estos ecosistemas más áridos les permiten resistir o evadir la herbivoría (Coley et al. 1985; Coughenour 1985; Milchunas et al. 1988). Esto ocurre porque los rasgos de las plantas que les confieren resistencia al estrés por sequía y al estrés por pastoreo son similares, debido a que ambas presiones de selección convergen en los ecosistemas más áridos (Milchunas et al. 1988). Por lo tanto, la mayor resistencia de las especies dominantes que forman los parches en los sitios con mayor estrés abiótico reduce el efecto del pastoreo, manteniendo la estructura de parches y la cobertura de vegetación. Por el contrario, en las comunidades ubicadas en sitios con menor estrés (ecosistemas sub-húmedos), las especies dominantes que componen los parches son menos resistentes a la herbivoría, debido a que las características que les permiten resistir el pastoreo divergen de otras adaptaciones al ambiente que mejoran la supervivencia (p.ej. mayor crecimiento aéreo para competir por luz) (Milchunas et al., 1988). Por lo tanto, en estos sitios, a medida que aumenta la presión de pastoreo, los parches de vegetación se degradan y disminuye la cobertura de plantas.

MATERIALES y MÉTODOS

Estimación de la estructura y composición de parches a lo largo de gradientes de historias de pastoreo en comunidades ubicadas en sitios con diferente nivel de estrés regional

Se realizaron estudios descriptivos para evaluar el efecto de la presión de pastoreo sobre la densidad, el tamaño y la composición de los parches de vegetación en comunidades ubicadas en sitios con diferente grado de estrés regional. Estos estudios fueron realizados en los tres tipos de comunidades dominantes de ecosistemas patagónicos descritas en el Capítulo I (Figura 1.1): semi-desiertos del Distrito Central, estepas gramíneo-arbustivas del Distrito Occidental y estepas gramíneas del Distrito Subandino (mayor, intermedio y menor nivel de estrés respectivamente). En cada Distrito se seleccionaron lotes con diferente carga animal durante los últimos 10-20 años (desde clausuras permanentes a pastoreo intenso a altas cargas animales). Se evaluaron 21 campos (lotes) ubicados en el Distrito Central pertenecientes a siete establecimientos, 14 en el Distrito Occidental pertenecientes a cinco establecimientos y 20 en el Distrito Subandino pertenecientes a seis establecimientos. Con este esfuerzo de muestreo se asume que se representó la heterogeneidad de situaciones de pastoreo en cada Distrito. En este sentido, se contó con lotes clausurados al pastoreo (sin herbívoros domésticos por más de 25 años), con lotes pastoreados moderadamente (0,10-0,12 ovejas.ha⁻¹.año⁻¹ en el Distrito Central, 0,2 ovejas.ha⁻¹.año⁻¹ en el Distrito Occidental y 0,75 ovejas.ha⁻¹.año⁻¹ en el Distrito Subandino) y con lotes pastoreados intensivamente (0,15-0,21 ovejas.ha⁻¹.año⁻¹ en el Distrito Central, 0,4-0,5 ovejas.ha⁻¹.año⁻¹ en el Distrito Occidental y 1-1,25 ovejas.ha⁻¹.año⁻¹ en el Distrito Subandino). En cada lote se trazó una transecta de 50 m y en 500 segmentos consecutivos de 0,1 m se registró la cobertura de las plantas de especies perennes presentes (la identidad de la especie o broza) y el suelo

desnudo. Para el propósito de este estudio, un parche de vegetación fue definido como cada sección discreta de al menos 0,1 m a lo largo de la transecta cubierta con vegetación perenne y/o broza muerta en pie, separada al menos por 0,1 m de suelo desnudo. De esta manera, se estimó la cobertura total, el tamaño y número de parches, la distancia entre parches y la cobertura de las especies que componen los parches. También se estimó la densidad de heces de oveja como un índice de presión de pastoreo local y más reciente que el promedio de carga animal del lote de los últimos 20 años (Lange y Willcocks 1978; von Müller et al. 2012). Las boñigas fueron contadas en una parcela longitudinal de $50 \times 0,2$ m a lo largo de la misma transecta. Con esta estimación se pueden evitar efectos locales confundidos que no pueden ser atribuidos a la carga animal promedio del lote (p.ej. tamaño y forma del lote, distancia a la aguada, alambrados o reparo) (Capítulo IV).

La presión de pastoreo (ovejas.tn materia seca⁻¹) en cada transecta (Ecuación 5.1) fue estimada utilizando el dato informado por el productor o administrador de la carga animal de cada lote (promedio los últimos 10 a 20 años) y la productividad primaria neta aérea de cada Distrito. El valor de carga animal promedio de cada lote fue ponderado por un índice local de uso pastoril más actualizado (Ecuación 5.2) que tiene en cuenta la densidad de boñigas (heces de oveja, tanto nuevas como viejas) en cada parcela en relación con la densidad promedio de todas las parcelas de cada Distrito.

$$\text{Presión de Pastoreo}_{ti} = (CA_{li} \times IB_{ti}) / PPNA_{di} \quad (5.1)$$

donde CA_{li} es la carga animal del lote i durante los últimos 10 a 20 años (ovejas.ha⁻¹.año⁻¹) en el cual fue trazada cada transecta i ; IB_{ti} es el índice de boñigas de la transecta i (Ecuación 5.2); y $PPNA_{di}$ (tn materia seca.ha⁻¹.año⁻¹) es la productividad primaria neta aérea promedio en el Distrito i (Central: 0,22 tn.ha⁻¹.año⁻¹, Occidental:

0,56 tn.ha⁻¹.año⁻¹, Subandino: 1,01 tn.ha⁻¹.año⁻¹) obtenida de la literatura (Defossé y Bertiller 1991; Bustos et al. 1994; Jobbágy y Sala 2000; Austin y Sala 2002; Bertolami et al. 2002). Se utilizaron estos valores de PPNA debido a que no se contaba con datos de la eficiencia en el uso de la radiación a lo largo de todo el gradiente para realizar la misma aproximación del Capítulo III y estimar la PPNA en cada uno de los sitios donde fueron realizadas las transectas. Sin embargo, se corroboró que la variación entre sitios dentro de cada Distrito en el índice de vegetación normalizado (IVN) de los últimos 15 años (obtenido a partir de datos de MODIS, ver Capítulo III) fue baja. En el Distrito Central el rango de IVN de los lotes estudiados fue entre 3,25 y 3,4, en el Distrito Occidental fue entre 4,05 y 4,12 y en el Distrito Subandino fue entre 6,23 y 6,9. Esta baja variación permite suponer una PPNA relativamente constante dentro de cada Distrito e inferir que las diferencias en la carga animal representan diferencias en la presión de pastoreo.

$$IB_{ti} = 1 + (\#B_{ti} - \#B_{xdi}) / \#B_{xdi} \quad (5.2)$$

donde $\#B_{ti}$ es la densidad de boñigas en la transecta i ; $\#B_{xdi}$ es el promedio de la densidad de boñigas de todas las transectas del Distrito i (Central, Occidental, Subandino); y 1 es un factor corrector para hacer todos los valores positivos. El término $(\#B_{ti} - \#B_{xdi}) / \#B_{xdi}$ tomó valores desde -1 hasta positivos (con el máximo alrededor de 1 para los datos de este estudio). Entonces el índice de boñigas (IB_{ti}) fue cero cuando no hubo boñigas en la parcela, tuvo valores positivos cuando el número de heces fue mayor a cero y el valor máximo del índice (con los datos de este estudio) fue alrededor de 2. En este último caso el número de heces en la parcela aproximadamente duplicó el promedio del Distrito. En ecosistemas áridos y semi-áridos como los del sitio de estudio, las heces de ovejas tienen un tiempo de residencia de varios años y resultan

útiles para estimar la presión local de pastoreo de mediano plazo. En un trabajo reciente que evaluó las tasas de descomposición de heces ovinas en tres áreas ecológicas de Patagonia (donde las precipitaciones anuales son 155, 235 y 390 mm), se exhibió que luego de 820 días (más de dos años) la biomasa remanente de heces es del 40% y este patrón no varió con el área ecológica (Bahamonde et al. 2017). Los autores mencionan que esto último indica que la pérdida de biomasa de heces de oveja depende en mayor medida de su calidad que de las condiciones ambientales. Asimismo, en campos donde se han removido los animales, las heces son identificables luego de cinco años (aunque degradadas y más pequeñas, observación personal) y se puede estimar su densidad. Por otro lado, la densidad de heces de ovinos también ha sido utilizada para estimar la intensidad de herbivoría y su efecto sobre variables que responden en el mediano/largo plazo, como la estructura de parches de vegetación (p.ej. Bisigato y Bertiller 1997), el C del suelo (Golluscio et al. 2009a) o la demografía de arbustos (Fernández et al. 1992). Si bien cambios en el tiempo en la composición de especies puede determinar que el uso de áreas puntuales también cambie (Adler y Hall 2005; Cingolani et al. 2008), en los sitios de estudio de este trabajo existen otros factores de mayor jerarquía que controlan el uso de parches dentro de un lote, como la distancia al agua, el tamaño y forma de los lotes, la topografía y la ubicación de las áreas de refugio contra el viento. Estos factores determinarían que el uso no cambie sustancialmente en el tiempo producto de cambios en la composición, como fue demostrado en el capítulo IV. Estos supuestos indican que la densidad de heces puede utilizarse complementariamente con la carga animal de largo plazo del lote para estimar el efecto de la presión de pastoreo local sobre variables respuesta de mediano plazo.

Análisis de datos

Para evaluar el efecto del pastoreo sobre la vegetación perenne se realizaron análisis de regresión lineal entre la presión de pastoreo (Ecuación 5.1) y diferentes variables medidas: cobertura total de plantas perennes, tamaño promedio de parche, distancia promedio entre parches y densidad de parches. Para estos análisis se utilizaron los valores promedio de cada transecta ($n = 21$ en el Distrito Central, $n = 14$ en el Distrito Occidental y $n = 20$ en el Distrito Subandino). Las pendientes de las regresiones en cada Distrito entre la presión de pastoreo y cada variable respuesta fueron comparadas entre sí (entre Distritos) para evaluar la influencia del Distrito como control del efecto del pastoreo. Asimismo, se calculó el tamaño de efecto del pastoreo sobre cada variable a través de los coeficientes de correlación de Pearson (r) y se generaron intervalos de confianza utilizando la transformación de Fisher de r a z , que convierte la distribución de r en la variable z que está normalmente distribuida: $z = \frac{1}{2} \ln [(1 + r) / (1 - r)]$ (Nakagawa y Cuthill 2007). La cobertura por especie también fue evaluada en función de la presión de pastoreo mediante análisis de regresión. En el Distrito Subandino, se detectó una respuesta no lineal de la especie dominante (*Festuca pallezensis*) que fue evaluada con regresión no lineal. Para evaluar el efecto del pastoreo sobre la distribución de tamaños de parche, se realizaron curvas de frecuencia acumulada del tamaño de los parches. Para este propósito, se utilizó cada parche medido en todos los lotes separando por nivel de carga animal (clausura, pastoreo moderado y pastoreo intenso) en cada Distrito. Las distribuciones de frecuencia acumulada de cada nivel de carga animal fueron comparadas de a pares dentro de cada Distrito mediante pruebas de Kolmogorov-Smirnov para distribuciones no paramétricas.

RESULTADOS

El incremento de la presión de pastoreo redujo la cobertura total de la vegetación perenne en las tres comunidades estudiadas (Figura 5.1a). Sin embargo, el tamaño de efecto fue mayor en la del Distrito con menor nivel de estrés (Subandino), donde la cobertura disminuyó alrededor de 30% a lo largo del gradiente de pastoreo, desde valores cercanos a 70% en las áreas sin pastoreo hasta 40% en las áreas pastoreadas intensamente. La pendiente de la regresión difirió significativamente de los otros dos Distritos ($F = 5,798$; $p = 0,02$ vs. Distrito Central y $F = 12,108$; $p < 0,01$ vs. Distrito Occidental), de la misma manera que los coeficientes de correlación de Pearson (Figura 5.2a). En los Distritos Central y Occidental, la cobertura de plantas decreció entre 10 y 15% a lo largo del gradiente de pastoreo, aunque la cobertura fue menor en la comunidad del Distrito con el mayor nivel de estrés (Central) en comparación con la del nivel de estrés intermedio (pendientes iguales, $F = 0,363$; $p = 0,55$ e intercepciones del eje Y desiguales, $F = 33,16$; $p < 0,01$) (Figura 5.1a).

El tamaño de parche promedio decreció más de 10 cm a lo largo del gradiente de pastoreo en la comunidad con menor nivel de estrés (Distrito Subandino), decreció en menor medida en la de mayor estrés (Distrito Central) y permaneció sin cambios a lo largo del gradiente de intensidad de pastoreo en la de estrés intermedio (Distrito Occidental) (Figura 5.1b). Las pendientes (y el tamaño de efecto estimado mediante los coeficientes de Pearson, Figura 5.2b) fueron marginalmente diferentes entre la comunidad del Distrito con menor y la del de mayor nivel de estrés ($F = 3,199$; $p = 0,08$) y similar tanto entre la de mayor nivel de estrés y la de nivel de estrés intermedio (pendientes iguales, $F = 0,052$, $p = 0,82$ e intercepciones del eje Y desiguales, $F = 63,795$; $p < 0,01$) como entre la de menor nivel de estrés y la de nivel de estrés

intermedio (pendientes iguales, $F = 2,331$; $p = 0,13$; intercepción con el eje Y iguales, $F = 0,483$; $p = 0,49$). El efecto del aumento en la presión de pastoreo sobre la distancia

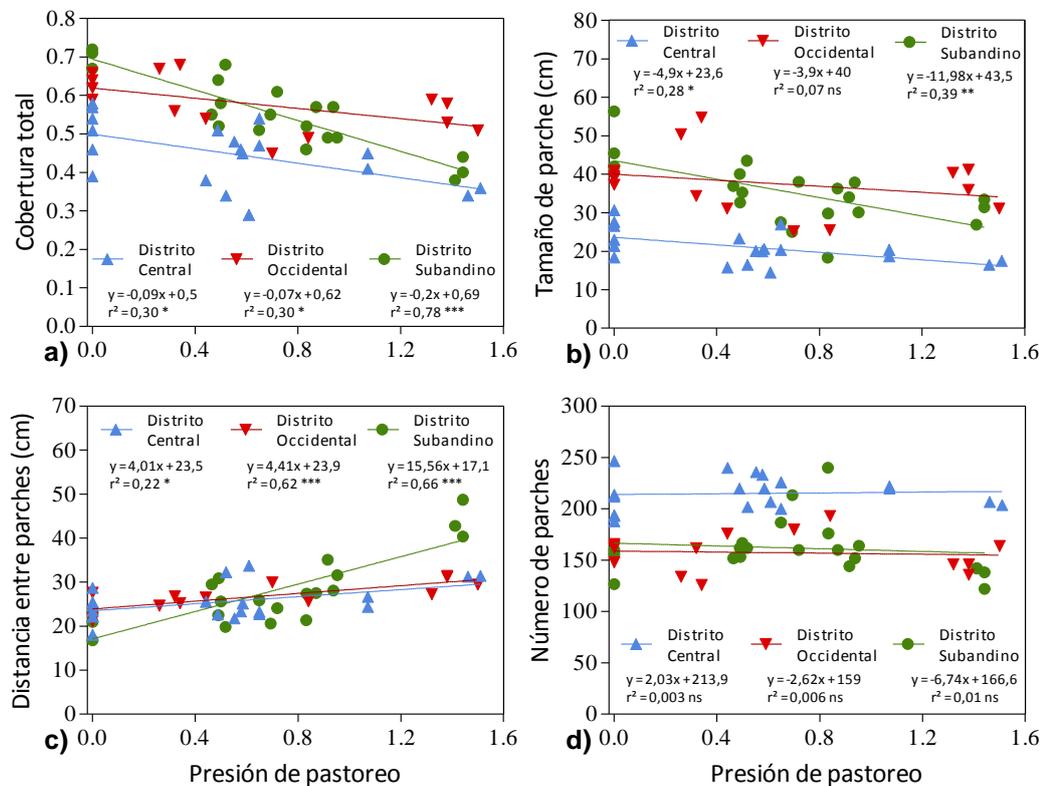


Figura 5.1. Regresiones lineales entre la presión de pastoreo (ovejas.tn material seca⁻¹) y **a**) la cobertura total, **b**) el tamaño promedio de parche, **c**) la distancia promedio entre parches y **d**) el número de parches. Los triángulos azules representan los valores del Distrito Central (mayor nivel de estrés), los triángulos invertidos rojos representan los valores del Distrito Occidental (nivel de estrés intermedio) y los círculos verdes representan los valores del Distrito Subandino (menor nivel de estrés). Los asteriscos al lado de los coeficientes de determinación (r^2) indican los valores p de cada regresión: (*) entre 0,05 y 0,01; (**) entre 0,01 y 0,001; (***) < 0,001; (ns) > 0,05.

entre parches fue también mayor en la comunidad ubicada en el Distrito con menor nivel de estrés (distintas pendientes, $F = 13,085$; $p < 0,01$ vs el sitio de mayor estrés y $F = 14,692$; $p < 0,01$ vs el sitio de estrés intermedio), donde la distancia promedio entre parches se incrementó de 17 cm a 40 cm a lo largo del gradiente de pastoreo (Figura 5.1c). En los Distritos con niveles de estrés alto e intermedio, la distancia entre parches aumentó alrededor de 6 cm en promedio a lo largo de todo el gradiente de pastoreo y no hubo diferencias entre estas dos comunidades (pendientes iguales, $F = 0,033$; $p = 0,86$ e

intercepciones con el eje Y iguales, $F = 0,341$; $p = 0,56$) (Figura 5.1c). El tamaño del efecto de pastoreo (coeficiente de correlación de Pearson) sobre esta variable difirió significativamente sólo entre los la comunidad de los Distritos con mayor y menor nivel de estrés (Figura 5.2c). El número de parches no fue afectado por el pastoreo en ninguna de las tres comunidades estudiadas (Figura 5.1d y 5.2d). Las pendientes y los coeficientes de correlación de Pearson de las regresiones entre el número de parches y la presión de pastoreo no fueron distintos de cero ($p > 0,05$ en los tres casos). El número de parches promedio sólo fue distinto entre la comunidad del Distrito con mayor nivel de estrés y los otros dos, independientemente de la intensidad de pastoreo (diferente intercepción del eje Y, $F = 82,771$; $p < 0,01$ vs el sitio con nivel de estrés intermedio y $F = 49,764$; $p < 0,01$ vs el sitio de menor nivel de estrés) (Figura 5.1d).

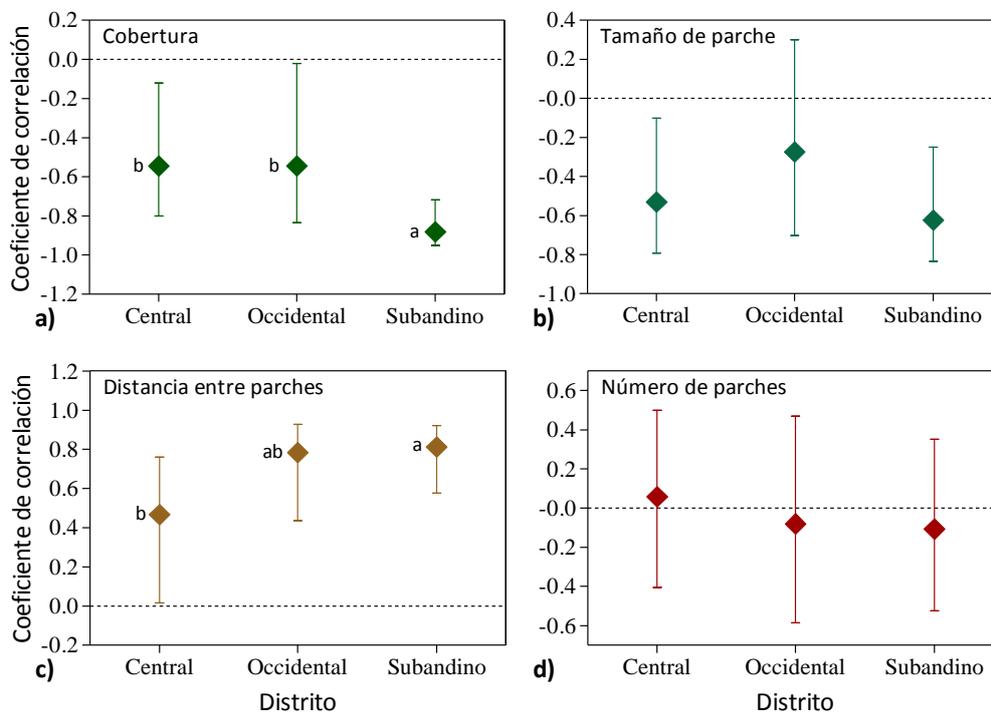


Figura 5.2. Tamaño de efecto de la presión de pastoreo (ovejas.tn material seca⁻¹.año⁻¹) sobre **a)** la cobertura total, **b)** el tamaño promedio de parche, **c)** la distancia promedio entre parches y **d)** el número de parches en los tres Distritos con diferente nivel de estrés regional (Central: nivel de estrés mayor, Occidental: nivel de estrés intermedio y Subandino: nivel de estrés menor). Los puntos son los coeficientes de correlación de Pearson de cada regresión lineal y las líneas verticales los intervalos de confianza (95%). Letras distintas indican diferencias significativas en el tamaño de efecto entre Distritos.

Los cambios descritos en la cobertura de la vegetación y en el tamaño promedio de los parches se reflejaron en la distribución de tamaños de parches de cada sitio (Figura 5.3). En la comunidad del Distrito Central (mayor nivel de estrés), las condiciones pastoreadas (tanto moderadas como intensas) presentaron una mayor frecuencia de parches pequeños en comparación con aquellas clausuradas (clausura vs pastoreo moderado: $D = 0,1094$; $p = 0,003$ y clausura vs pastoreo intenso: $D = 0,1215$; $p = 0,003$), aunque el efecto fue menor que en las comunidades de los otros dos Distritos. A su vez, estas áreas que presentan el mayor nivel de estrés mostraron un rango de tamaños de parches menor a los otros Distritos, desde 10 hasta 110 cm y, bajo condiciones de pastoreo intenso, no se encontraron parches mayores a 80 cm (Figura 5.3a). En la comunidad del Distrito Occidental (nivel de estrés intermedio), la frecuencia de parches pequeños se incrementó sólo en las áreas pastoreadas intensamente ($D = 0,1400$; $p = 0,003$ vs clausura y $D = 0,1217$; $p = 0,009$ vs pastoreo moderado). La magnitud de este cambio fue algo mayor que en el Distrito Central (Figura 5.3b). Por último, el mayor efecto se observó en la comunidad del Distrito Subandino (menor nivel de estrés), donde la frecuencia de parches pequeños aumentó en gran medida en las áreas pastoreadas al compararlas con aquellas sin pastoreo (clausura vs pastoreo moderado: $D = 0,1517$; $p = 0,017$ y clausura vs pastoreo intenso: $D = 0,1841$; $p = 0,002$). Sin embargo, los parches más grandes fueron encontrados en áreas pastoreadas (200 cm en pastoreo moderado y 250 cm en pastoreo intenso). Es decir que el pastoreo incrementó la heterogeneidad de las distribuciones de tamaños de parche en estos ecosistemas pastoriles con menor nivel de estrés regional (Figura 5.3c).

Las respuestas al incremento en la presión de pastoreo de las especies dominantes que componen los parches de vegetación fueron diversas, desde neutrales a positivas o negativas (Tabla 5.1). En el Distrito Central, la mayoría de las pocas especies que

forman los parches presentaron baja respuesta al pastoreo. Tal es el caso de la especie dominante del sitio (*Nassauvia glomerulosa*), que exhibió una respuesta neutral. Sólo *Pappostipa humilis* decreció significativamente su cobertura a lo largo del gradiente de pastoreo (Tabla 5.1). La comunidad del Distrito Occidental presentó mayores respuestas. Entre las gramíneas, *Poa ligularis*, *Pappostipa speciosa* y *Bromus pictus* disminuyeron su cobertura, mientras que *Pappostipa major* y *P. humilis* la incrementaron a lo largo del gradiente de presión de pastoreo. Por otra parte, el pastoreo no cambió significativamente la cobertura de las especies de arbusto dominantes en este Distrito (Tabla 5.1). En el Distrito Subandino, la cobertura de *P. ligularis* y *B. pictus* decreció y no hubo ninguna respuesta al pastoreo lineal positiva. Sin embargo, la especie dominante (*Festuca pallezens*) mostró una respuesta no lineal significativa, incrementando su cobertura cuando la presión de pastoreo se movió de baja (clausura) a moderada, y decreció cuando la presión de pastoreo se movió de moderada a intensa (cobertura de *F. pallezens* = $-30,837 * \text{presión de pastoreo}^2 + 52,704 * \text{presión de pastoreo} + 10,465$; $r^2 = 0,46$). Finalmente, al aumentar la presión de pastoreo, la cobertura de broza disminuyó marcadamente y la cobertura de arbustos (en particular *Mulinum spinosum*) no cambió significativamente (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Efecto de la presión de pastoreo (ovejas.tn materia seca⁻¹.año⁻¹) sobre la cobertura de las especies perennes dominantes en los tres Distritos (Central: mayor nivel de estrés, Occidental: nivel de estrés intermedio y Subandino: menor nivel de estrés). Los valores en la tabla representan la pendiente, la intercepción con el eje Y, el coeficiente de determinación (r^2) y el valor-p de la regresión lineal entre la presión de pastoreo y la cobertura de cada especie dominante. La especie señalada con un asterisco (*) exhibió una respuesta no lineal que fue desarrollada en la sección de Resultados del presente capítulo.

Distrito	Especie Dominante	Pendiente	Intercepción con eje Y	r^2	Valor - p
Distrito Central	<i>Nassauvia glomerulosa</i>	0,57	22,76	0,01	= 0,69
	<i>Poa ligularis</i>	-1,74	2,12	0,14	= 0,11
	<i>Pappostipa speciosa</i>	0,01	0,22	0,08	= 0,25
	<i>Pappostipa humilis</i>	-2,93	3,33	0,33	< 0,01
	<i>Broza</i>	-5,34	5,94	0,15	= 0,10
Distrito Occidental	<i>Poa ligularis</i>	-9,19	17,72	0,62	< 0,01
	<i>Pappostipa speciosa</i>	-4,18	9,71	0,47	< 0,01
	<i>Pappostipa major</i>	6,45	0,64	0,42	= 0,01
	<i>Pappostipa humilis</i>	3,43	2,80	0,55	< 0,01
	<i>Bromus pictus</i>	-0,68	0,83	0,56	< 0,01
	<i>Mulinum spinosum</i>	1,78	3,64	0,13	= 0,20
	<i>Senecio filaginoides</i>	0,42	1,04	0,04	= 0,49
	<i>Adesmia volckmannii</i>	-0,10	2,32	0,001	= 0,89
	<i>Broza</i>	-5,49	20,36	0,16	= 0,16
Distrito Subandino	<i>Festuca palleescens*</i>	7,13	20,71	0,07	= 0,27
	<i>Poa ligularis</i>	-4,85	6,97	0,17	= 0,07
	<i>Bromus pictus</i>	-6,98	7,39	0,29	= 0,01
	<i>Mulinum spinosum</i>	2,32	0,01	0,05	= 0,36
	<i>Broza</i>	-13,84	23,28	0,38	< 0,01

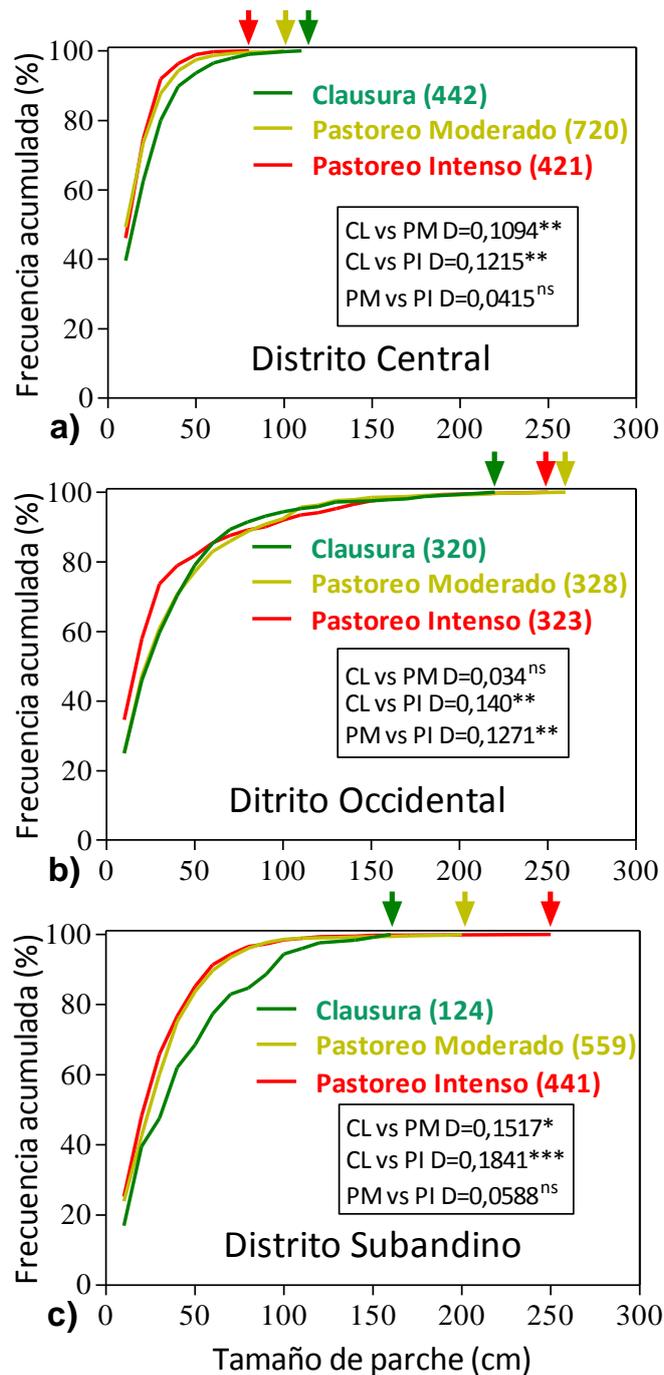


Figura 5.3. Distribuciones de frecuencia acumulada de la estructura de tamaños de parche en cada Distrito: **a)** Central (mayor nivel de estrés), **b)** Occidental (nivel de estrés intermedio) y **c)** Subandino (menor nivel de estrés) bajo tres intensidades de pastoreo (CL: clausura, PM: pastoreo moderado y PI: pastoreo intenso). Las flechas señalan el tamaño máximo de parche que alcanzó cada distribución. Los números entre paréntesis indican la cantidad de parches representados en cada curva. Las tablas indican los estadísticos D resultantes de las pruebas Kolmogorov-Smirnov entre cada par de curvas de distribución. Los asteriscos al lado de los estadísticos D indican los valores p de cada comparación: (*) entre 0,05 y 0,01; (**) entre 0,01 y 0,001; (***) < 0,001; (ns) > 0,05.

DISCUSIÓN

Los resultados de este capítulo mostraron que el impacto del pastoreo sobre la cobertura de la vegetación y su agregación en parches dependió de las condiciones ecológicas del Distrito, relacionadas con el nivel de estrés regional. Si bien el pastoreo disminuyó la cobertura de plantas, aumentó en la frecuencia de parches pequeños e incrementó la distancia entre parches en las tres comunidades estudiadas, los efectos fueron en general más de dos veces mayores en la comunidad del Distrito con menor nivel de estrés en comparación con las comunidades de ambientes más estresantes. Estos resultados apoyan la cuarta hipótesis ya que la interacción entre los herbívoros y la vegetación fue idiosincrática de cada comunidad (Distrito) y los impactos del pastoreo pueden ser explicados por el grado de resistencia a la herbivoría de las especies dominantes que componen los parches de vegetación en cada comunidad. En la comunidad del Distrito con mayor nivel de estrés, no hubo ninguna respuesta decreciente importante entre las especies que forman los parches (p.ej. *N. glomerulosa*), indicando que tienen alta resistencia a la herbivoría, lo que limita el impacto del pastoreo. En la comunidad del Distrito con nivel de estrés intermedio, algunas especies dominantes fueron susceptibles al pastoreo y mostraron una respuesta decreciente (especies poco resistentes), aunque también hubo respuestas neutras (arbustos) y positivas (especies de pastos resistentes, que al ser no preferidas por el ganado incrementaron su abundancia al decrecer las especies preferidas). Finalmente, en la comunidad del Distrito con menor nivel de estrés, sólo hubo respuestas lineales negativas (significativas) entre las especies dominantes con el aumento de la presión de pastoreo (también la broza disminuyó marcadamente) y no hubo ninguna respuesta lineal positiva, indicando menor resistencia total de las especies que componen los parches en estos ambientes. En síntesis, estos patrones indicarían que el contexto

biogeográfico y evolutivo asociado al nivel de estrés regional controla la interacción planta-herbívoro y los impactos del pastoreo sobre el mosaico de vegetación, al determinar, en conjunto con la disponibilidad de recursos, la idiosincrasia de las especies dominantes.

Uno de los principales resultados de este estudio fue la disminución en la cobertura de la vegetación en las tres comunidades estudiadas, asociada a la miniaturización de los parches y al incremento de la distancia entre ellos, independientemente del nivel de estrés regional de los Distritos donde se ubicaban las comunidades. En muchos casos, los grandes herbívoros degradan los parches de vegetación mediante la defoliación persistente y el pisoteo (Ludwig y Tongway 1995). La pérdida de parches grandes de vegetación puede disparar procesos de degradación de mayor escala, en muchos casos desertificación (Maestre y Escudero 2009). Esto ocurre porque estos parches controlan funciones como la productividad y el ciclado de nutrientes a escalas espaciales mayores a sus propios canopyes en los ecosistemas áridos y semi-áridos (Maestre y Cortina 2004). La distribución y el tamaño de los parches también modifican los patrones espaciales de humedad del suelo y el transporte de sedimentos y nutrientes, siendo críticos para la estructura, el funcionamiento y las tasas de erosión hídrica y eólica (D'Odorico et al. 2007; Ravi et al. 2007, 2010). Se ha propuesto que para prevenir la degradación de zonas áridas se debe mantener todo el rango de tamaños de parche, de menor y de mayor escala (Ludwig y Tongway 1995). Por otra parte, el incremento de la distancia entre parches producido por el pastoreo decrece la conectividad de la vegetación, aspecto que ha sido recientemente considerado un componente clave del funcionamiento de ecosistemas áridos (Ravi et al. 2010; Okin et al. 2015). La mayor distancia entre parches disminuye la capacidad de retener propágulos y puede aumentar el riesgo de erosión, que dependen tanto de la extensión

como la configuración del suelo desnudo de los ecosistemas pastoriles (Aguiar y Sala 1997; Augustine et al. 2012). En contraste, cuando los parches de suelo desnudo son pequeños e intercalados con áreas con vegetación, el riesgo de erosión es mínimo y aumenta su capacidad de retención (Aguiar y Sala 1997; Ludwig et al. 2007; Augustine et al. 2012).

Los lotes más degradados en el Distrito con menor nivel de estrés presentan algunas características estructurales similares a los ubicados en el de mayor nivel de estrés. Por ejemplo, la cobertura de plantas de las áreas pastoreadas intensamente en la comunidad del Distrito menos estresante fue tan baja como en ambientes con menos de la mitad de precipitaciones, indicando un cambio severo producido por el pastoreo en estos ecosistemas (Bertiller y Bisigato 1998). Asimismo, aunque en este estudio no fue significativo el incremento de la cobertura de algunas especies, las áreas degradadas de esta comunidad con menor nivel de estrés usualmente presentan mayor abundancia de especies arbustivas y gramíneas más xerofíticas, generalmente dominantes en ambientes con mayor nivel de aridez (León y Aguiar 1985; Bertiller et al. 1995; Paruelo et al. 2008). La invasión por arbustos explica la aparición de algunos parches muy grandes en las áreas pastoreadas intensamente, los cuales están principalmente compuestos por plantas de *Mulinum spinosum* (León y Aguiar 1985; Bertiller y Bisigato 1998). Por otra parte, la especie dominante en estos ambientes menos estresantes (*F. palleescens*) mostró un patrón de respuesta del tipo de disturbio intermedio. Este patrón indica que tiene una preferencia intermedia por parte de las ovejas, que la comienzan a consumir una vez que especies forrajeras más preferidas disminuyen o desaparecen (Oñatibia y Aguiar 2016; Capítulo III).

Recientemente, se ha propuesto que la estructura y el funcionamiento de los parches de vegetación están asociados a la resistencia y la resiliencia de los ecosistemas (López et al. 2013). La resistencia de un ecosistema es su habilidad de tolerar un disturbio sin sufrir cambios significativos en su estructura y funcionamiento, mientras que la resiliencia es la capacidad de retornar a la condición previa al disturbio (Westman 1978; Stringham et al. 2003; López et al. 2013). En este estudio, los ecosistemas dominados por especies resistentes al estrés presentaron bajo impacto del pastoreo en la agregación de la vegetación, manteniendo la estructura de parches. Sin embargo, estos ecosistemas más resistentes podrían presentar baja resiliencia debido al hecho que las plantas que crecen bajo condiciones de alto estrés abiótico tienen un reducido potencial para rebrotar luego de los disturbios (Louthan et al. 2013; Oñatibia, *datos sin publicar* de las especies dominantes en los sitios de este estudio). Esto representa una amenaza potencial para los ecosistemas más áridos, debido a que si el umbral de resistencia de las plantas dominantes es atravesado, el daño podría ser irreversible (López et al. 2013). En este sentido, cabe destacar que en este capítulo se evaluaron los efectos de la presión de pastoreo durante las últimas dos décadas. Durante periodos de tiempo previos, el pastoreo doméstico pudo haber tenido efectos diferenciales entre los Distritos de los que no existen registros (p.ej. conducir a diferentes estados estables de degradación). Esto podría también estar determinando la magnitud de las respuestas en las comunidades estudiadas.

La aproximación llevada a cabo en este estudio para evaluar el impacto del pastoreo resuelve en gran medida algunas limitaciones comunes en los estudios sobre efectos del pastoreo relacionadas con la complejidad de los ecosistemas pastoriles. Generalmente, los efectos de los herbívoros dependen de la disponibilidad de recursos y, por lo tanto, estudiar de manera independiente las influencias del estrés abiótico y la

presión de pastoreo (abundancia y diversidad de herbívoros) resulta complejo debido a que frecuentemente están correlacionadas a lo largo de gradientes ambientales naturales (Anderson et al. 2007; Bråthen et al. 2007; Louthan et al. 2013). Como consecuencia, el mayor tamaño de los efectos del pastoreo en sitios con menor nivel de estrés puede ser atribuido a que estos sitios tienen mayor presión de herbívoros (Cyr y Face 1993). En este trabajo, se controló la presión de pastoreo a lo largo de los Distritos con diferente nivel de estrés (gradiente regional) y de esta manera se logró separar estos efectos, concluyendo que el impacto del pastoreo fue mayor en la comunidad del Distrito con menor nivel de estrés independientemente de la abundancia y diversidad de herbívoros.

En conclusión, los patrones encontrados en este capítulo indicaron que la estructura de agregación de la vegetación en parches fue más afectada por los herbívoros domésticos en las áreas con menor nivel regional de estrés. En estos ecosistemas, la presión de pastoreo elevada degrada los parches de vegetación e incrementa la aridez, promoviendo procesos de desertificación (Schlesinger et al. 1990; Kéfi et al. 2007). Contrariamente, los ambientes más estresantes mostraron mayor grado de resistencia al pastoreo como fue demostrado en otros ecosistemas pastoriles áridos (Augustine et al. 2012). El entendimiento de estos patrones y algunos procesos que mantienen la agregación de la vegetación en parches tiene importantes implicancias para el manejo de ecosistemas (Ludwig y Tongway 1995). En este sentido, la presión de pastoreo debería ser ajustada buscando mantener la estructura de parches dependiendo de cada contexto de estrés ambiental. Finalmente, la regulación de la carga animal debería realizarse en conjunto con prácticas de manejo que mejoren la distribución de los animales, para disminuir altos impactos locales producto de una distribución heterogénea, que pueden degradar los parches de vegetación.

CAPÍTULO VI

La respuesta de las plantas al manejo de los descansos al pastoreo es controlada por la interacción entre el estrés regional, las precipitaciones y la especie de planta

INTRODUCCIÓN

La idea de que el pastoreo por herbívoros domésticos deteriora los ecosistemas pastoriles se ha generalizado (Dregne 1983; Brown et al. 1997; Ares et al. 2003; Reynolds et al. 2007; Xu et al. 2011; Capítulo I). Esta idea está asociada a que los impactos a diferentes escalas del pastoreo selectivo sobre la vegetación y el suelo son negativos en la mayoría de las explotaciones comerciales (Briske et al. 2008) y disminuyen generalmente su productividad y su capacidad de proveer servicios ecosistémicos (Oñatibia et al. 2015). Sin embargo, dependiendo del manejo ganadero y de las características del ambiente, el pastoreo puede incrementar la productividad del ecosistema y la calidad del forraje (McNaughton 1979; McNaughton 1984; Cid y Brizuela 1998; Oesterheld et al. 1999; Posse et al. 2000; Oñatibia et al. 2015; Oñatibia y Aguiar 2016). Para mejorar nuestro entendimiento de los controles detrás de las diferentes respuestas de las plantas al pastoreo, resulta necesario evaluar el impacto de distintas prácticas de manejo del pastoreo teniendo en cuenta las características del contexto que pueden estar mediando estas respuestas, como el nivel de estrés regional, la variabilidad de la disponibilidad de recursos y la historia de pastoreo.

Se ha demostrado que el nivel de estrés regional (gradiente regional de recursos) controla la respuesta de la PPNA a la variación interanual en las precipitaciones, lo que estaría asociado con las características de la vegetación que restringen la capacidad de respuesta (Lauenroth y Sala 1992; Paruelo et al 1999). Sin embargo, no hay estudios que se focalicen en la interacción entre la variación de estos dos tipos de estrés (el regional, que ha controlado la evolución de las especies y los caracteres relevantes para la respuesta al pastoreo y el estrés actual dado por la variación interanual de las precipitaciones) con el estrés por pastoreo. Este conocimiento es relevante no sólo para la ecología, sino que tiene implicancias para diseñar estrategias efectivas de manejo que

puedan promover la producción primaria y secundaria sin generar cambios no deseados en la composición de especies y el desempeño de las plantas forrajeras (Cingolani et al. 2005a; Oñatibia y Aguiar 2016).

Uno de los principales objetivos del manejo del pastoreo es evitar la retroalimentación planta-herbívoro positiva que genera el debilitamiento de las plantas que son repetidamente defoliadas, incluso cuando la carga animal en la unidad de manejo es leve o moderada (Hormay 1956; Provenza 1995, 1996; Teague et al. 2013; Capítulo II). La manipulación de la carga animal, el régimen de pastoreo (i.e. intensidad de defoliación, frecuencia y duración de los descansos) y la distribución espacial de los animales (a través de la provisión de alambrados, agua, sal, suplementos, sombra y reparo), están entre las principales herramientas para el ajuste del pastoreo (Briske y Heitschmidt 1991; Bailey 2004; Bailey y Brown 2011). Mientras que la carga animal es el factor más importante en modular las interacciones y determinar las respuestas de las plantas y los herbívoros al pastoreo (Hart et al. 1993b), el manejo del pastoreo alternado con periodos de descanso ha sido frecuentemente propuesto como una herramienta apropiada para mejorar la condición de las plantas preferidas, incrementar la disponibilidad y el uso del forraje y, en última instancia, contribuir a frenar o revertir el deterioro (Briske y Heitschmidt 1991; Golluscio et al. 1998a; Briske et al. 2008; Brown y Kothmann 2009; Teague et al. 2013). Sin embargo, una revisión de la evidencia experimental (Briske et al. 2008) concluyó que el pastoreo rotativo (en sus distintas variantes de pastoreo alternado con descansos, ver Tabla 1 del trabajo citado para la descripción de los tipos básicos) no difiere del pastoreo continuo tanto en la producción de plantas como en la producción animal. Esta conclusión ha generado un profuso debate (p.ej. Brown y Kothmann 2009; Kothmann 2009; Kothmann et al. 2009; Briske

et al. 2011; Bailey y Brown 2011; Teague et al. 2013; Distel 2013; Oñatibia 2013; Briske et al. 2013; Teague 2014; Briske et al. 2014a, b).

Se ha propuesto una posible explicación a la controversia generada sobre el éxito del manejo del pastoreo con descansos que indica que la aproximación experimental, que en general es fija (periodos de pastoreo y descanso fijos y cargas animales fijas), reducida (espacial y temporalmente) y excluyente de las variables humanas (p.ej. metas, toma de decisiones, conocimiento), no contempla los posibles beneficios del pastoreo con descansos adaptativo, flexible y con objetivos socio-económicos que generalmente son de mayor plazo que los científicos y a una escala de explotación comercial (Briske et al. 2011; Teague et al. 2013; Distel 2013). Alternativamente, una vía complementaria que puede determinar parcialmente el éxito del pastoreo con descansos podría ser que la efectividad de los descansos al pastoreo, como herramienta para promover la recuperación de la vegetación defoliada, es dependiente de la idiosincrasia de las unidades de manejo, principalmente en términos de estrés abiótico, de la variabilidad temporal en la disponibilidad de recursos y posiblemente (aunque no evaluado en este trabajo) de la historia de manejo del pastoreo o el estado de degradación. En este sentido, los descansos al pastoreo serían más efectivos para controlar el rebrote y la productividad de forraje en general en ecosistemas pastoriles más productivos (menor estrés regional), con alta disponibilidad de agua y menor variabilidad en las precipitaciones (Derner et al. 1994; Deregibus et al. 1995; Jacobo et al. 2006; Teague et al. 2013). En cambio, en los ecosistemas áridos y semi-áridos, se ha propuesto que el crecimiento del forraje está primariamente limitado por las precipitaciones más que por la frecuencia de defoliación. En estos ambientes, el manejo de los descansos sería menos efectivo (Briske et al. 2008; Bailey y Brown 2011) y serviría para controlar la defoliación y el rebrote sólo en condiciones donde las precipitaciones no limiten

marcadamente el crecimiento de las plantas (p.ej. años húmedos, por encima de la media). Sin embargo, la evidencia de campo es escasa (Oñatibia 2013) y menos aún es la información disponible sobre la comparación de diferentes manejos de descansos en distintas condiciones de estrés regional.

El objetivo de este capítulo fue estudiar la respuesta en términos de crecimiento de plantas forrajeras sometidas a diferentes manejos de los descansos (descansos estacionales al comienzo, al final y durante toda la temporada de crecimiento) en comparación con plantas que no descansan al pastoreo (pastoreo continuo) en tres sitios con diferente nivel de estrés regional. Este estudio fue llevado a cabo en las tres comunidades descritas en el Capítulo I y en dos temporadas de crecimiento de dos años contrastantes en términos de precipitaciones. De esta manera se estudió la interacción entre el nivel de estrés histórico, que ha determinado biogeográfica y evolutivamente las características de las especies dominantes (idiosincrasia del sistema), con el estrés hídrico actual y el estrés biótico por pastoreo. Además, en los tres sitios a lo largo del gradiente de estrés se encuentra una misma especie forrajera (*Poa ligularis*, de amplia distribución geográfica) que permite evaluar el efecto del nivel de estrés regional aislando el componente filogenético de las especies que co-varía con el estrés regional. La hipótesis indica que los descansos al pastoreo durante la temporada de crecimiento mejoran las condiciones de las plantas forrajeras de especies dominantes (tamaño y vigor) en mayor medida bajo situaciones de menor estrés abiótico (principalmente asociado a la disponibilidad de agua). La baja disponibilidad de agua generalmente limita las respuestas positivas de vegetación (Heitschmidt et al. 2005; Gillen y Sims, 2006) y los períodos de descanso permiten la recuperación de las plantas sólo si las condiciones de crecimiento son adecuadas, debido a que la capacidad de mejorar el vigor de las plantas de especies preferidas depende de la disponibilidad de

recursos (Lee y Bazzaz 1980; Wallace et al. 1984; Coughenour et al. 1985; Polley y Detling 1989; Holechek et al 1999; Müller et al. 2007). Asimismo, las especies adaptadas a los sitios con alto nivel de estrés van a responder en menor medida a los cambios en las precipitaciones y en el pastoreo debido a que las características que les confieren resistencia a la sequía limitan las tasas de crecimiento (Paruelo et al. 1999). Por otro lado, las respuestas positivas en el vigor de las plantas se lograrían si la duración de los descansos y la disponibilidad de agua son suficientes para la recuperación de la biomasa perdida por la defoliación (Heitschmidt y Taylor 1991; Reece et al. 1996; Müller et al. 2007; Teague et al. 2013).

MATERIALES Y MÉTODOS

Tratamientos de pastoreo y descansos

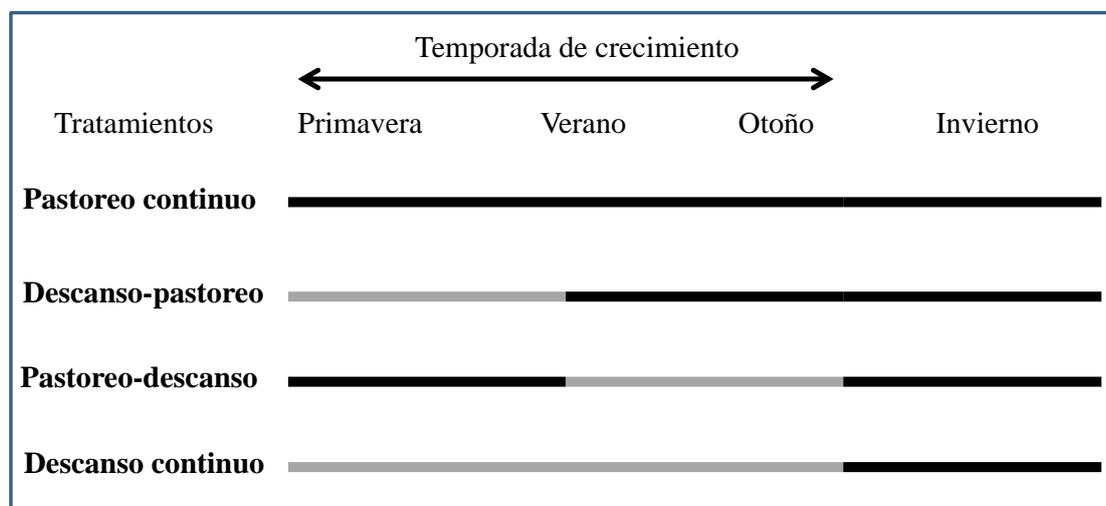
Se seleccionaron campos (lotes) pastoreados continuamente por ovejas (a cargas moderadas; ver Capítulo V), ubicados en las tres comunidades de Patagonia descritas en el Capítulo I (Distrito Central: estrés abiótico alto, Distrito Occidental: estrés abiótico moderado y Distrito Subandino: estrés abiótico bajo; $n = 4$ en cada nivel de estrés). Dentro de cada lote, se seleccionó un área representativa de la comunidad donde se delimitaron cuatro parcelas cuadradas de 9 m^2 en las cuales se asignaron al azar diferentes regímenes de descansos al pastoreo (tratamientos, ver descripción de cada uno de los cuatro regímenes en el párrafo siguiente). En cada parcela se seleccionaron dos plantas de morfología atractiva para los herbívoros con signos de haber sido defoliadas por ovejas (ver Capítulo II) de cada una de las dos especies forrajeras dominantes en cada comunidad (*P. ligularis* y *Nassauvia glomerulosa* en el Distrito Central, *P. ligularis* y *Pappostipa speciosa* en el Distrito Occidental y *P. ligularis* y *Festuca pallescens* en el Distrito Subandino). Estas especies son el principal sustento de la producción secundaria en cada una de las comunidades. Mediante la utilización de 24 clausuras al pastoreo ovino (móviles) de 9 m^2 colocadas en las áreas descritas según correspondía con la asignación del tratamiento, se simularon cuatro regímenes de descansos al pastoreo (ver abajo) y se evaluó su efecto sobre las plantas durante dos temporadas de crecimiento consecutivas. Las precipitaciones cada año al que pertenecen la primera y segunda temporada de crecimiento respectivamente fueron de 200 y 74 mm en el Distrito Central, de 195 y 96 mm en el Distrito Occidental y de 369 y 235 en el Distrito Subandino. La media anual en el Distrito Central es de 125 mm, en el Distrito Occidental es de 154 mm y en el Distrito Subandino es de 290 mm. Por lo tanto, se evaluó un año con precipitaciones por encima de la media (húmedo) y un año por

debajo de la misma (seco). Las precipitaciones anuales fueron tenidas en cuenta de mayo en adelante (mayo-abril) debido a que ocurren en forma concentrada durante el invierno (temporada de reposo) y el agua acumulada durante esta estación recarga el perfil y queda disponible para la vegetación en la siguiente temporada de crecimiento (a partir de septiembre) (Golluscio et al. 2009b). Durante el año previo al inicio del experimento las precipitaciones anuales fueron muy similares a la media en los tres Distritos.

Se estudiaron cuatro regímenes (tratamientos) para evaluar el efecto de diferentes tipos de descansos sobre el crecimiento de plantas forrajeras comparado con el de plantas que continúan siendo pastoreadas. El régimen 1 (**Pastoreo continuo, control**), consistió en pastorear sin dejar descansar durante toda la temporada de crecimiento. En el régimen 2 (**Descanso-Pastoreo**) se descansó al principio de la temporada de crecimiento (septiembre-enero) y se pastoreó al final de la temporada de crecimiento (enero-mayo). En el régimen 3 (**Pastoreo-Descanso**) se pastoreó al principio de la temporada de crecimiento y se descansó al final, siguiendo un esquema opuesto al régimen 2. Por último, en el régimen 4 (**Descanso continuo**), se descansó durante toda la temporada de crecimiento (septiembre-mayo). Fuera de la temporada de crecimiento (junio-septiembre) todas las áreas permanecieron expuestas al pastoreo (Cuadro 6.1). De esta manera las plantas se resetean (i.e. se reduce la inercia en el crecimiento de las plantas al uniformizar el pastoreo) de los efectos diferenciales de los tratamientos de pastoreo de la temporada de crecimiento previa. Los tratamientos de descanso cortos fueron aplicados debido a que dentro de una temporada de crecimiento pueden variar tanto el efecto de la defoliación (p.ej. Grant et al. 1996; Becker et al. 1997) como también la capacidad de rebrote de las plantas (Augustine y McNaughton 1998). Si bien con esta aproximación la aplicación de los descansos implica una reducción diferencial

de la carga animal entre tratamientos (ovejas.ha⁻¹.año⁻¹), el objetivo no es evaluar el desempeño de diferentes sistemas de pastoreo para lo cual la carga animal debería ser constante, sino estudiar la recuperación de las plantas durante los descansos en comparación con plantas que siguen siendo pastoreadas en diferentes contextos de estrés. En síntesis, se aplicaron cuatro tratamientos de regímenes de descanso al pastoreo en campos con distinta productividad, en dos temporadas de crecimiento de años contrastantes (húmedo y seco) y en dos especies dominantes de cada comunidad que son consumidas por los ovinos. *P. ligularis* fue la especie común en las tres comunidades.

Cuadro 6.1. Tratamientos de manejo de los descansos al pastoreo (regímenes) durante cada temporada de crecimiento (pastoreo continuo; descanso-pastoreo; pastoreo-descanso; descanso continuo). En línea **negra** se indican los períodos de pastoreo y en línea **gris** los de descanso. Los regímenes fueron aplicados en dos temporadas de crecimiento y en dos especies de pastos dominantes en cada Distrito.



Estimación del crecimiento de plantas

En las plantas seleccionadas, se midió la dinámica temporal de los diámetros basales (promedio entre el mayor y su perpendicular), la altura (considerando la hoja viva más alta), la proporción de material muerto en pie (estimada a través de una escala visual con intervalos de 5%), la tasa de macollaje y la producción de hojas durante las dos temporadas de crecimiento. En cada planta se estimó un índice de tamaño mediante

la suma del diámetro promedio y la altura (cm). Se ha demostrado que el tamaño expresado de esta manera es un buen estimador de la arquitectura y la biomasa de las plantas individuales (Oñatibia et al. 2010; Cipriotti y Aguiar 2010; Oñatibia 2013). El cambio en el tamaño de las plantas fue considerado crecimiento. En cada una de las dos temporadas de crecimiento, las variables fueron tomadas al inicio de la temporada de crecimiento (tiempo 0, en septiembre, cuando se aplicaron todos los tratamientos con la colocación de jaulas a los que correspondía), a la mitad de la temporada de crecimiento (enero, cuando los tratamientos de descanso-pastoreo y pastoreo-descanso pasaron de estar pastoreado a descansar y viceversa) y al final de la temporada de crecimiento y aplicación de los tratamientos (mayo, justo antes de remover las jaulas para que todas las parcelas queden expuestas al pastoreo). Para estimar la tasa de macollaje y el número de hojas acumuladas se marcaron dos macollos por planta (macollos madre, en todos los casos ubicado cerca de la periferia de las plantas, ver Busso et al. 2011) y se contó el número de hojas y macollos acumulados a partir de cada macollo marcado durante las temporadas de crecimiento. En *N. glomerulosa* (la única especie arbustiva) se marcó y siguió una rama, contando los brotes y ramificaciones. También se estimó el porcentaje de plantas que presentaban signos de defoliación reciente por ovinos.

Análisis de datos

Los datos fueron analizados mediante dos aproximaciones. Por un lado, cada combinación de nivel de estrés regional, especie y temporada de crecimiento fue abordada como un experimento independiente de manera de resaltar las respuestas a los tratamientos de las plantas de cada especie dominante en cada condición de estrés hídrico. Por otro lado, se calcularon los tamaños de efecto de los tratamientos y se realizaron comparaciones entre los sitios con distinto nivel de estrés regional, entre las

temporadas de crecimiento y entre las especies dominantes para evaluar el control que ejercen estos factores sobre la respuesta de las plantas.

Para analizar los resultados de crecimiento de las plantas en cada condición, se realizaron ANOVA con medidas repetidas comparando el cambio en el tamaño de las plantas (i.e. crecimiento o disminución en relación al tiempo 0) entre los tratamientos de manejo del pastoreo y las dos fechas (a la mitad y al final de la temporada de crecimiento) como factores. Se realizaron particiones por especie, por temporada de crecimiento (perteneciente a un año húmedo y seco respectivamente) y por nivel de estrés regional (Distrito). A su vez, se realizaron ANOVA de una vía para cada una de las dos fechas por separado (Enero y Mayo). Estos mismos análisis se realizaron para evaluar el cambio en el diámetro promedio, la altura, el porcentaje de mata muerta, la tasa de macollaje y la acumulación de hojas (o ramificaciones en *N. glomerulosa*) de las plantas. En todos los casos se utilizó el tamaño de planta inicial como covariable. El porcentaje de plantas defoliadas de *P. ligularis* se evaluó, por un lado, mediante un ANOVA de dos vías con nivel de estrés regional (sitio) y tratamiento como factores y, por otro lado, con ANOVA de una vía en cada uno de los sitios con diferente nivel de estrés comparando entre los tratamientos. Se consideró el porcentaje de plantas defoliadas promedio a lo largo de toda la temporada de crecimiento, en cada una de las dos temporadas. En todos los análisis anteriores, los valores de las plantas de cada especie dentro de la misma parcela fueron promediados para obtener un valor por parcela. De esta manera cada lote fue considerado como verdadera repetición ($n = 4$). Se utilizó el test de Tukey para comparar las medias post-hoc los ANOVA. Los análisis estadísticos descriptos hasta acá fueron realizados mediante el software Statistica 8.0.

Para comparar el efecto de los descansos al pastoreo sobre el crecimiento de las plantas entre los sitios con diferente nivel de estrés regional y entre temporadas de crecimiento de años con distintas precipitaciones, se calculó el tamaño de efecto entre los tratamientos de descanso continuo y pastoreo continuo en cada Distrito y temporada de crecimiento, para la especie que está presente en todos los sitios (*P. ligularis*). El tamaño de efecto fue calculado mediante el logaritmo natural de la relación de respuesta (“response ratio” en inglés) entre el crecimiento de las plantas en el tratamiento descanso continuo y el de pastoreo continuo: tamaño de efecto = $\ln(D/P)$. Se obtuvo un tamaño de efecto para cada una de las cuatro réplicas (lote o bloque) en cada sitio. Estos datos fueron analizados con modelos lineales de efectos mixtos (lme) utilizando el software R (versión 3.2.4, paquete nlme, función lme; Pinheiro 2011; R Development Core Team 2011). Los modelos de ordenada al origen aleatoria incluyeron como efectos aleatorios el anidamiento de los bloques (1/Bloque, Pinheiro y Bates 2000). Por un lado se evaluaron como efectos fijos el sitio (Distrito Central: mayor nivel de estrés, Distrito Occidental: nivel de estrés intermedio y Distrito Subandino: menor nivel de estrés) y la temporada de crecimiento (de año húmedo y año seco) y, por otro lado, se evaluaron por separado el efecto fijo del sitio en cada una de las dos temporadas de crecimiento. Los efectos fijos fueron evaluados mediante una prueba F con grados de libertad considerando el anidamiento [$denDF_i = G_i - (G_{i-1} + DF_i)$, donde i es el nivel en el cual el término es estimado, G_i es el número total de grupos en el nivel i y DF es la suma de grados de libertad correspondiente a los términos estimados en el nivel i] (Pinheiro y Bates 2000). En las variables donde se observó heterogeneidad de varianza, se aplicó una estructura de varianza constante utilizando la función ‘varIdent’ (Pinheiro y Bates 2000). Asimismo, para evaluar el efecto de la temporada de crecimiento y la identidad de la especie sobre el crecimiento de las plantas en cada sitio, se estimó el tamaño de

efecto ($\ln [D/P]$) entre los tratamientos de cada una de las especies y se evaluaron los efectos fijos de temporada de crecimiento y especie en cada sitio, manteniendo el efecto aleatorio de los boques anidados.

RESULTADOS

El efecto de los diferentes tratamientos de descansos al pastoreo sobre el crecimiento de las plantas dependió del nivel de estrés regional, de la temporada de crecimiento (perteneciente a años contrastantes en términos de precipitaciones) y de la especie. En el sitio con mayor nivel de estrés (Distrito Central), durante la temporada de crecimiento del año húmedo, las plantas de *P. ligularis* crecieron alrededor de 2 cm bajo descanso continuo, mientras que las plantas continuamente pastoreadas decrecieron su tamaño (también cerca de 2 cm) y las plantas de los tratamientos descanso-pastoreo y pastoreo-descanso crecieron mientras estuvieron protegidas y decrecieron cuando estuvieron pastoreadas (Figura 6.1a). Al final de la temporada de crecimiento todos los tratamientos difirieron entre sí en los valores de cambio en el tamaño de las plantas (descanso continuo > pastoreo-descanso > descanso-pastoreo > pastoreo continuo; $p < 0,05$). En enero (mitad de la temporada de crecimiento) sólo se diferenciaron los tratamientos de descanso continuo y descanso-pastoreo de los tratamientos pastoreo descanso y descanso continuo ($p < 0,05$), siendo tal diferencia alrededor de 1,4 cm mayor en los tratamientos donde las plantas estaban descansadas de las que estaban pastoreadas hasta esa fecha de muestreo (Figura 6.1a). Durante la temporada de crecimiento del año seco, las plantas de *P. ligularis* no exhibieron diferencias entre los tratamientos de manejo del pastoreo con descansos ($p > 0,05$) y en promedio, incrementaron su tamaño 0,3 cm (Figura 6.1b). En *N. glomerulosa* no se registraron cambios significativos en el tamaño de las plantas ni hubo diferencias entre los tratamientos de manejo del pastoreo y los descansos en ninguna de las dos temporadas de crecimiento (Figura 6.1c y d; $p > 0,05$ en todos los casos).

En el sitio con nivel de estrés intermedio (Distrito Occidental), el efecto de los tratamientos también dependió de la especie y la estación de crecimiento. En la

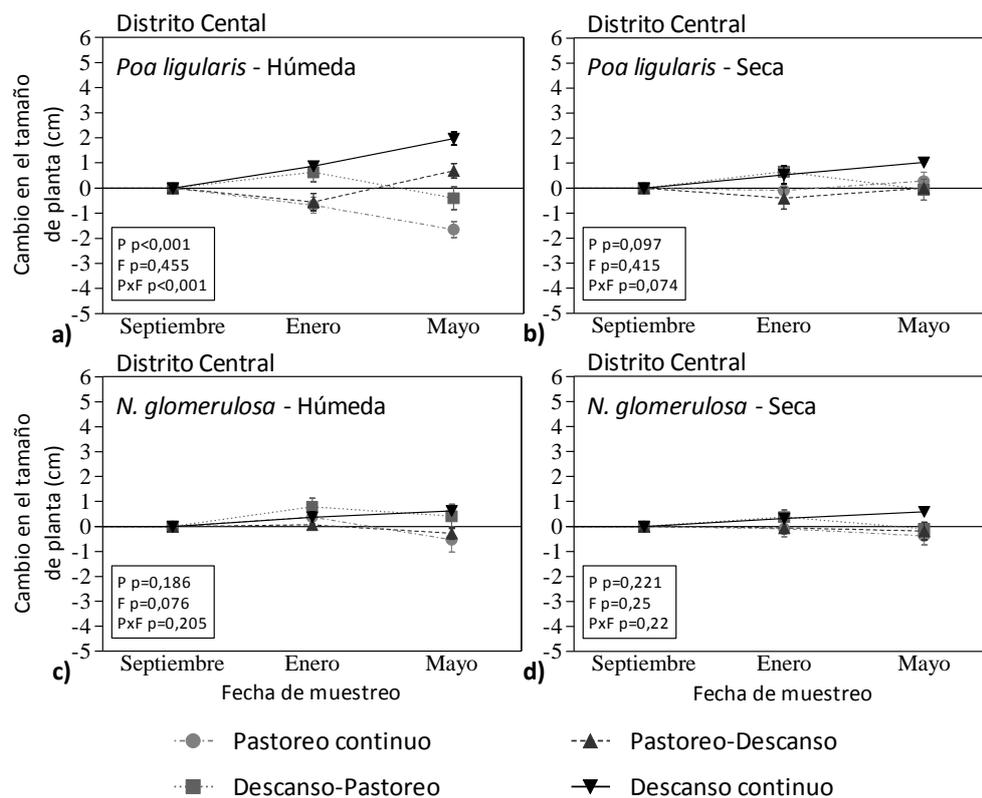


Figura 6.1. Efecto del manejo de los descansos al pastoreo en el Distrito Central (mayor nivel de estrés) sobre el cambio en el tamaño de las plantas de *P. ligularis* y *N. glomerulosa*, en dos fechas de muestreo a lo largo de la temporada de crecimiento (Enero y Mayo) en relación al tiempo 0 (Septiembre) y en dos temporadas de crecimiento (pertenecientes a un año húmedo y un año seco, respectivamente). Los puntos corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. Las tablas indican los valores p para cada especie y temporada de crecimiento del ANOVA con medidas repetidas en el tiempo entre el tratamiento de pastoreo (P) y la fecha de muestreo (F).

temporada de crecimiento del año húmedo, las plantas de *P. ligularis* de los tratamientos que tuvieron descanso (descanso-pastoreo, pastoreo-descanso y descanso continuo) crecieron más a lo largo de toda la temporada de crecimiento ($p < 0,05$) que las plantas continuamente pastoreadas (Figura 6.2a). No hubo diferencias significativas entre sí entre los tratamientos con descansos ($p > 0,05$) y las plantas crecieron en promedio 4,2 cm, mientras que las plantas continuamente pastoreadas crecieron alrededor de 1 cm (Figura 6.2a). En la mitad de esta temporada de crecimiento (enero) no hubo diferencias entre los tratamientos ($p > 0,05$; Figura 6.2a). En la temporada de crecimiento del año seco, sólo hubo diferencias significativas al final de la temporada de

crecimiento ($p < 0,05$) entre las plantas de *P. ligularis* bajo descanso continuo, que crecieron cerca de 2 cm, y las de pastoreo continuo, que en promedio decrecieron 1 cm (Figura 6.2b). Las plantas de *P. speciosa* sólo mostraron diferencias entre los tratamientos al final de la temporada de crecimiento del año húmedo ($p < 0,05$), donde crecieron más en los tratamientos de descanso continuo y descanso-pastoreo (ca. de 3 cm en promedio) que en el de pastoreo continuo (Figura 6.2c). Durante la temporada de crecimiento del año seco, esta especie no mostró diferencias significativas entre los tratamientos ($p > 0,05$; Figura 6.2d).

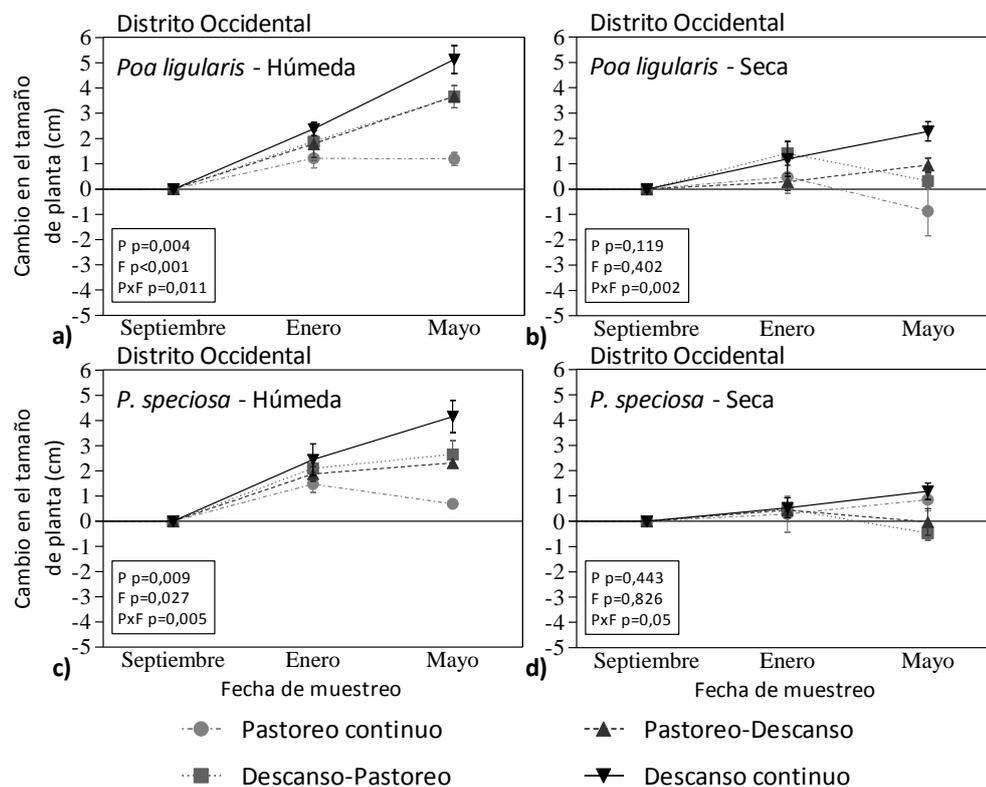


Figura 6.2. Efecto del manejo de los descansos al pastoreo en el Distrito Occidental (nivel de estrés intermedio) sobre el cambio en el tamaño de las plantas de *P. ligularis* y *P. speciosa*, en dos fechas de muestreo a lo largo de la temporada de crecimiento (Enero y Mayo) en relación al tiempo 0 (Septiembre), en dos temporadas de crecimiento (pertenecientes a un año húmedo y un año seco, respectivamente). Los puntos corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. Las tablas indican los valores p para cada especie y temporada de crecimiento del ANOVA con medidas repetidas en el tiempo entre el tratamiento de pastoreo (P) y la fecha de muestreo (F).

En el sitio con menor nivel de estrés (Distrito Subandino), se observaron cambios importantes en el tamaño de las plantas de las dos especies (*P. ligularis* y *F. pallescens*), tanto durante la temporada de crecimiento del año húmedo como durante la del seco (Figura 6.3). Durante la temporada de crecimiento del año húmedo, las plantas de ambas especies mostraron en general un crecimiento durante los periodos con descansos al pastoreo y decrecieron mientras estuvieron bajo pastoreo (Figura 6.3a y c). Como resultado, en *P. ligularis*, las plantas que más crecieron al final de la temporada de crecimiento fueron las del tratamiento descanso continuo (5 cm en promedio; $p < 0,05$), mientras que las de los tratamientos descanso-pastoreo y pastoreo-descanso crecieron en menor medida, no difiriendo entre sí (1,8 cm en promedio; $p > 0,05$), y las plantas continuamente pastoreadas decrecieron (aproximadamente 1,3 cm), diferenciándose significativamente de los otros tratamientos ($p < 0,05$). Hasta la fecha de muestreo de la mitad de la temporada de crecimiento (enero), las plantas de los tratamientos descanso-pastoreo y descanso continuo no se diferenciaron entre sí y crecieron en mayor medida ($p < 0,05$) que las de los tratamientos pastoreo-descanso y pastoreo continuo, que tampoco se diferenciaron entre sí y prácticamente mantuvieron su tamaño, (Figura 6.3a). Las plantas de *F. pallescens* mostraron los mismos patrones de respuesta a los tratamientos, aunque presentaron mayor variabilidad y sólo hubo diferencias significativas al final de la temporada de crecimiento entre los tratamientos descanso continuo y pastoreo continuo (Figura 6.3c). Durante la temporada de crecimiento del año seco, las plantas de *P. ligularis* de los tratamientos descanso continuo y pastoreo-descanso crecieron (2,5 cm en promedio) y no difirieron entre sí, pero se diferenciaron significativamente ($p < 0,05$) de las plantas de los tratamientos pastoreo continuo y descanso pastoreo, que en promedio decrecieron casi 2 cm (Figura 6.3b). Finalmente, las plantas de *F. pallescens* bajo pastoreo continuo decrecieron

marcadamente al final de la temporada de crecimiento del año seco (4,7 cm), aunque sólo se diferenciaron de las plantas de los tratamientos descanso continuo y pastoreo descanso, que crecieron sólo 0,8 cm en promedio (Figura 6.3d). Las plantas del tratamiento restante (descanso pastoreo), decrecieron casi 1,5 cm al final de la temporada de crecimiento y no se diferenciaron de ninguno de los otros tratamientos ($p < 0,05$) (Figura 6.3 d).

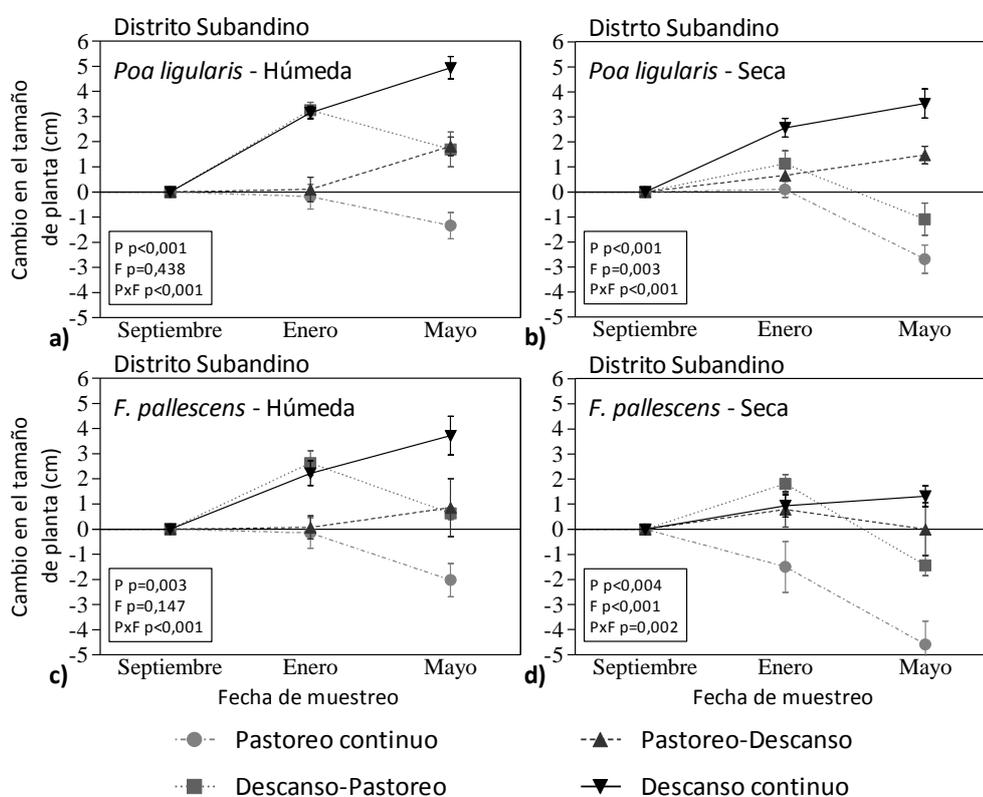


Figura 6.3. Efecto del manejo de los descansos al pastoreo en el Distrito Subandino (menor nivel de estrés) sobre el cambio en el tamaño de las plantas de *P. ligularis* y *F. pallescens*, en dos fechas de muestreo a lo largo de la temporada de crecimiento (Enero y Mayo) en relación al tiempo 0 (Septiembre), en dos temporadas de crecimiento (pertenecientes a un año húmedo y un año seco, respectivamente). Los puntos corresponden a los valores medios y las líneas verticales a los errores estándar. Las tablas indican los valores p para cada especie y temporada de crecimiento del ANOVA con medidas repetidas en el tiempo entre el tratamiento de pastoreo (P) y la fecha de muestreo (F).

Las variables que componen el tamaño (diámetro promedio y altura) mostraron patrones distintos, aunque en general explican en magnitudes similares los cambios en

el tamaño de las plantas (Tabla 6.1). En el sitio de mayor nivel de estrés, sólo hubo diferencias significativas entre los tratamientos de manejo de los descansos al pastoreo durante la temporada de crecimiento del año húmedo en la especie *P. ligularis*. En el sitio con nivel de estrés intermedio, las dos especies respondieron a los tratamientos en el diámetro y la altura, aunque esta última variable sólo presentó diferencias durante la temporada de crecimiento del año húmedo, al final de la temporada de crecimiento. En el sitio de menor nivel de estrés, la especie *P. ligularis* mostró respuestas significativas en todos los casos mientras que *F. pallescens* no exhibió diferencias entre los tratamientos en la altura durante la temporada de crecimiento húmeda ni durante la primera fecha de muestreo de la temporada de crecimiento seca (Tabla 6.1). El cambio en el porcentaje de mata muerta de las plantas no presentó respuestas significativas a los tratamientos de descanso excepto en el caso de *P. ligularis* durante la temporada de crecimiento del año seco en el sitio de mayor nivel de estrés (ver Tabla 6.1 para los detalles de las tres variables en cada sitio, especie, año y fecha de muestreo). El efecto de los tratamientos sobre los cambios en el tamaño de las plantas (principalmente el diámetro promedio) también son explicados por la tasa de macollaje y la acumulación de hojas. Estas variables mostraron patrones similares al diámetro en respuesta a los distintos tratamientos de manejo de los descansos al pastoreo, aunque las diferencias entre tratamientos se mantuvieron también durante la temporada de crecimiento del año seco (ver apéndice, Tabla 6.2).

El porcentaje de plantas de *P. ligularis* con signos de defoliación a lo largo de cada una de las temporadas de crecimiento difirió entre los tratamientos en los tres sitios. En todos los casos no se registraron plantas defoliadas bajo el tratamiento de descanso continuo (Tabla 6.3). En el sitio de mayor nivel de estrés, el porcentaje de plantas defoliadas durante la temporada de crecimiento húmeda fue mayor en los

tratamientos de pastoreo continuo, descanso-pastoreo y pastoreo-descanso que en el de descanso continuo ($p < 0,05$) y no hubo diferencias significativas entre los tres primeros, que en promedio presentaron un 91,7% de plantas defoliadas. En la temporada de crecimiento del año seco, sólo los tratamientos descanso continuo y pastoreo continuo (este último con 75% de plantas defoliadas en promedio) presentaron diferencias significativas entre sí ($p > 0,05$), mientras que los otros dos tratamientos no difirieron del resto (Tabla 6.3). En el sitio de nivel de estrés intermedio, sólo hubo diferencias significativas entre los tratamientos durante la temporada de crecimiento del año húmedo ($p > 0,05$), donde el porcentaje de plantas defoliadas fue significativamente mayor en el tratamiento de pastoreo continuo (75% en promedio) que en el tratamiento de descanso continuo ($p > 0,05$). Los otros dos tratamientos presentaron valores intermedios y no se diferenciaron significativamente (Tabla 6.3). En el sitio de menor nivel de estrés, el patrón durante la temporada de crecimiento húmeda fue igual que en el de estrés intermedio aunque con valores de defoliación un poco más elevados (sólo difirieron significativamente las plantas bajo pastoreo continuo de descanso continuo, con 87% y 0% de plantas defoliadas, respectivamente). Durante la temporada de crecimiento del año seco, los tratamientos de descanso-pastoreo y pastoreo continuo exhibieron mayor porcentaje de plantas de foliadas (68,8 en promedio) que el de descanso continuo, mientras que el tratamiento pastoreo-descanso presentó valores intermedios (Tabla 6.3).

Tabla 6.1. Cambio acumulado en el diámetro promedio (cm), la altura (cm) y el porcentaje de biomasa muerta de plantas individuales de dos especies dominantes en cada sitio (*P. ligularis* y *N. glomerulosa* en el Distrito Central, *P. ligularis* y *P. speciosa* en el Distrito Occidental y *P. ligularis* y *F. pallescens* en el Distrito Subandino) en los cuatro tratamientos (Pastoreo continuo, Descanso-Pastoreo, Pastoreo-Descanso y Descanso continuo) durante dos temporadas de crecimiento (pertenecientes a un año húmedo y un año seco, respectivamente). Se presenta el cambio en dos fechas de muestreo: hasta la mitad de la temporada de crecimiento (enero) y durante toda la temporada de crecimiento (mayo). Los valores son las medias \pm los errores estándar. Letras distintas indican diferencias significativas resultantes del ANOVA de una vía para cada variable entre los tratamientos ($p < 0,05$) (test de Tukey). Los valores de las filas que muestran diferencias significativas se resaltan en negrita.

Sitio	Especie	Temporada	Fecha	Variable	Tratamiento de descanso al pastoreo			
					Pastoreo continuo	Descanso-Pastoreo	Pastoreo-Descanso	Descanso continuo
Distrito Central (mayor nivel de estrés)	<i>Poa ligularis</i>	Húmeda	Enero	Diámetro	-0,13 \pm 0,26 a	0,44 \pm 0,28 a	-0,06 \pm 0,12 a	0,38 \pm 0,05 a
				Altura	-0,56\pm0,06 a	0,19\pm0,12 b	-0,5\pm0,23 a	0,5\pm0,1 b
				% muerto	-2,5 \pm 1,44 a	-5 \pm 2,04 a	-5,63 \pm 1,2 a	-7,5 \pm 1,44 a
			Mayo	Diámetro	-0,28\pm0,2 a	0,09\pm0,31 ab	1,06\pm0,18 bc	1,59\pm0,25 c
				Altura	-1,38\pm0,16 a	-0,5\pm0,18 ab	-0,38\pm0,16 ab	0,38\pm0,39 b
				% muerto	-2,5 \pm 3,23 a	-9,38 \pm 7,66 a	-15,63 \pm 5,72 a	-18,13 \pm 2,77 a
		Seca	Enero	Diámetro	0,09 \pm 0,06 a	0,47 \pm 0,11 a	-0,16 \pm 0,14 a	0,47 \pm 0,29 a
				Altura	-0,19 \pm 0,06 a	0,19 \pm 0,06 a	-0,25 \pm 0,31 a	0,06 \pm 0,12 a
				% muerto	5,63\pm1,57 ab	8,13\pm1,2 b	5\pm1,02 ab	0,63\pm1,57 a
			Mayo	Diámetro	0,47 \pm 0,14 a	0,25 \pm 0,27 a	0,19 \pm 0,17 a	0,72 \pm 0,17 a
				Altura	-0,19 \pm 0,34 a	-0,31 \pm 0,31 a	-0,19 \pm 0,06 a	0,31 \pm 0,12 a
				% muerto	3,75\pm2,39 ab	7,5\pm1,44 b	1,25\pm1,25 ab	0\pm1,77 a
	<i>Nassauvia glomerulosa</i>	Húmeda	Enero	Diámetro	0,19 \pm 0,12 a	0,41 \pm 0,14 a	0,19 \pm 0,11 a	0,31 \pm 0,19 a
				Altura	0,19 \pm 0,19 a	0,38 \pm 0,24 a	-0,13 \pm 0,07 a	0,06 \pm 0,06 a
				% muerto	-1,25 \pm 2,39 a	-3,13 \pm 2,37 a	-1,25 \pm 2,39 a	-1,88 \pm 2,77 a
			Mayo	Diámetro	-0,03 \pm 0,21 a	0,28 \pm 0,25 a	0,22 \pm 0,16 a	0,75 \pm 0,17 a
				Altura	-0,5 \pm 0,32 a	0,13 \pm 0,3 a	-0,5 \pm 0,2 a	-0,13 \pm 0,24 a
				% muerto	-5 \pm 2,04 a	-7,5 \pm 5,95 a	-2,5 \pm 2,5 a	-6,25 \pm 2,17 a
		Seca	Enero	Diámetro	-0,03 \pm 0,21 a	0,19 \pm 0,24 a	-0,06 \pm 0,16 a	0,13 \pm 0,09 a
				Altura	-0,06 \pm 0,16 a	0,19 \pm 0,06 a	0 \pm 0,23 a	0,19 \pm 0,06 a
				% muerto	0,63 \pm 2,58 a	2,5 \pm 1,77 a	1,88 \pm 0,63 a	1,88 \pm 1,88 a
			Mayo	Diámetro	0,13 \pm 0,18 a	0,03 \pm 0,11 a	-0,06 \pm 0,18 a	0,41 \pm 0,09 a
				Altura	-0,5 \pm 0,23 a	-0,13 \pm 0,24 a	-0,13 \pm 0,22 a	0,19 \pm 0,06 a
				% muerto	-1,25 \pm 1,25 a	-0,63 \pm 2,58 a	-2,5 \pm 3,06 a	0 \pm 1,02 a
Distrito Occidental (nivel de estrés intermedio)	<i>Poa ligularis</i>	Húmeda	Enero	Diámetro	0,34\pm0,17 ab	0,5\pm0,15 ab	0,28\pm0,17 a	1\pm0,18 b
				Altura	0,88 \pm 0,39 a	1,38 \pm 0,7 a	1,5 \pm 0,49 a	1,38 \pm 0,16 a
				% muerto	-4,38 \pm 2,13 a	-6,88 \pm 1,2 a	-10 \pm 0 a	-4,38 \pm 2,37 a
			Mayo	Diámetro	0,56\pm0,21 a	1,34\pm0,27 ab	1,53\pm0,26 ab	2,25\pm0,28 b
				Altura	0,63\pm0,3 a	2,31\pm0,37 b	2,13\pm0,22 b	2,88\pm0,3 b
				% muerto	-0,63 \pm 4,83 a	-6,25 \pm 1,25 a	-8,13 \pm 2,37 a	-7,5 \pm 1,44 a
		Seca	Enero	Diámetro	-0,16 \pm 0,13 a	0,41 \pm 0,13 a	0,03 \pm 0,21 a	0,31 \pm 0,15 a
				Altura	0,63 \pm 0,55 a	1 \pm 0,5 a	0,25 \pm 0,14 a	0,88 \pm 0,55 a
				% muerto	8,75 \pm 0,72 a	7,5 \pm 2,7 a	11,25 \pm 1,61 a	10,63 \pm 1,2 a
			Mayo	Diámetro	-0,25\pm0,27 a	0,19\pm0,28 ab	0,31\pm0,36 ab	1,16\pm0,08 b
				Altura	-0,63 \pm 0,72 a	0,13 \pm 0,43 a	0,63 \pm 0,13 a	1,13 \pm 0,31 a
				% muerto	11,25 \pm 2,98 a	9,38 \pm 3,44 a	11,88 \pm 1,2 a	8,75 \pm 0,72 a
Húmeda	Enero	Diámetro	0,22\pm0,03 a	0,84\pm0,06 b	0,31\pm0,06 a	0,94\pm0,11 b		
		Altura	1,25 \pm 0,31 a	1,25 \pm 0,14 a	1,56 \pm 0,26 a	1,5 \pm 0,74 a		
		% muerto	-6,88 \pm 1,57 a	-3,75 \pm 1,25 a	-9,38 \pm 2,13 a	-5 \pm 1,02 a		
	Mayo	Diámetro	0,13\pm0,35 a	1,22\pm0,35 ab	0,75\pm0,07 ab	1,78\pm0,33 b		
		Altura	0,56\pm0,21 a	1,44\pm0,26 ab	1,56\pm0,16 ab	2,38\pm0,55 b		
		% muerto	-5 \pm 1,77 a	-2,5 \pm 1,44 a	-9,38 \pm 5,63 a	-3,75 \pm 4,73 a		
Seca	Enero	Diámetro	-0,09 \pm 0,24 a	0,03 \pm 0,21 a	0,44 \pm 0,04 a	0,16 \pm 0,09 a		
		Altura	0,38 \pm 0,55 a	0,44 \pm 0,44 a	0 \pm 0,2 a	0,38 \pm 0,47 a		
		% muerto	6,25 \pm 3,15 a	6,25 \pm 5,64 a	0,63 \pm 3,59 a	-3,13 \pm 4 a		
	Mayo	Diámetro	-0,16\pm0,14 ab	-0,44\pm0,32 a	0,34\pm0,14 ab	0,56\pm0,12 b		
		Altura	1 \pm 0,35 a	-0,19 \pm 0,24 a	-0,38 \pm 0,43 a	0,63 \pm 0,38 a		
		% muerto	11,25 \pm 3,75 a	8,13 \pm 3,13 a	-3,13 \pm 4,72 a	-3,13 \pm 3,13 a		

Tabla 6.1. Continúa.

Distrito	Especie	Temporada	Fecha	Variable	Tratamiento de descanso al pastoreo			
					Pastoreo continuo	Descanso-Pastoreo	Pastoreo-Descanso	Descanso continuo
Distrito Subandino (menor nivel de estrés)	<i>Poa ligularis</i>	Húmeda	Enero	Diámetro	-0,31±0,29 a	0,81±0,15 b	-0,47±0,17 a	0,97±0,03 b
				Altura	0,13±0,38 a	2,44±0,26 b	0,56±0,33 a	2,19±0,26 b
				% muerto	2,51±0,2 a	1,88±1,2 a	-0,63±1,57 a	-0,63±2,13 a
			Mayo	Diámetro	-1,03±0,43 a	0,13±0,41 ab	0,63±0,2 b	2,31±0,08 c
				Altura	-0,31±0,19 a	1,56±0,39 bc	1,19±0,19 b	2,63±0,41 c
				% muerto	1,25±1,61 a	2,5±1,44 a	-1,25±1,25 a	-2,5±3,23 a
		Seca	Enero	Diámetro	-0,34±0,2 a	0,44±0,15 b	0,09±0,16 ab	0,75±0,2 b
				Altura	0,44±0,21 a	0,69±0,45 ab	0,56±0,28 ab	1,81±0,19 b
				% muerto	-3,75±3,15 a	-1,88±0,63 a	-1,25±1,25 a	-3,75±2,39 a
			Mayo	Diámetro	-1±0,22 a	0,28±0,21 b	0,91±0,24 bc	1,78±0,33 c
				Altura	-1,69±0,47 a	-1,38±0,59 ab	0,56±0,28 bc	1,75±0,46 c
				% muerto	-11,88±4,25 a	-15±3,39 a	-15±6,45 a	-8,75±1,61 a
	<i>Festuca pallescens</i>	Húmeda	Enero	Diámetro	-0,28±0,26 a	0,88±0,22 b	-0,56±0,21 a	0,72±0,16 b
				Altura	0,13±0,38 a	1,75±0,66 a	0,63±0,47 a	1,5±0,54 a
				% muerto	-0,63±1,57 a	-4,38±1,57 a	-1,25±2,98 a	-3,75±2,17 a
			Mayo	Diámetro	-1,03±0,26 a	0,25±0,43 ab	0,34±0,14 b	1,72±0,35 c
				Altura	-1±0,46 a	0,38±0,47 a	0,5±1,24 a	2±0,68 a
				% muerto	-5±3,06 a	-9,38±2,13 a	-4,38±1,2 a	-4,38±4,13 a
		Seca	Enero	Diámetro	-0,25±0,46 a	1,06±0,24 b	0,16±0,19 ab	1,06±0,23 b
				Altura	-1,25±0,6 a	0,75±0,48 a	0,63±0,63 a	-0,13±0,24 a
				% muerto	-1,88±2,77 a	-1,25±0,72 a	-3,75±2,39 a	-2,5±1,77 a
			Mayo	Diámetro	-0,97±0,8 a	0,75±0,28 ab	0,63±0,52 ab	1,88±0,35 b
				Altura	-3,63±0,26 a	-2,19±0,45 ab	-0,63±0,97 b	-0,56±0,21 b
				% muerto	-10±2,7 a	-6,88±3,13 a	-10,63±3,13 a	-4,38±5,34 a

Tabla 6.3. Porcentaje de plantas de *P. ligularis* con signos de defoliación promedio a lo largo de toda la temporada de crecimiento en cada uno de los Distritos (Distrito Central: mayor nivel de estrés, Distrito Occidental: nivel de estrés intermedio y Distrito Subandino: menor nivel de estrés) en los cuatro tratamientos (Pastoreo continuo, Descanso-Pastoreo, Pastoreo-Descanso y Descanso continuo) durante dos temporadas de crecimiento (pertenecientes a un año húmedo y un año seco, respectivamente). Los valores son las medias \pm los errores estándar. Letras distintas indican diferencias significativas resultantes del ANOVA de una vía para cada variable entre los tratamientos ($p < 0,05$) (test de Tukey). Los valores de las filas que muestran diferencias significativas se resaltan en negrita.

Distrito	Temporada de crecimiento	Tratamiento de descanso al pastoreo			
		Pastoreo continuo	Descanso-Pastoreo	Pastoreo-Descanso	Descanso continuo
Central (nivel de estrés alto)	Húmeda	100±0 b	87,5±12,5 b	87,5±12,5 b	0±0 a
	Seca	75±14,4 b	62,5±23,9 ab	25±14,4 ab	0±0 a
Occidental (nivel de estrés medio)	Húmeda	75±14,4 b	50±20,4 ab	37,5±23,9 ab	0±0 a
	Seca	62,5±12,5 a	37,5±23,9 a	25±14,4 a	0±0 a
Subandino (nivel de estrés bajo)	Húmeda	87,5±12,5 b	50±20,4 ab	62,5±23,9 ab	0±0 a
	Seca	62,5±12,5 b	75±14,4 b	50±20,4 ab	0±0 a

El tamaño de efecto (estimado a través del logaritmo natural de la relación de los valores de la variable de respuesta entre el tratamiento de descanso continuo y el de pastoreo continuo) sobre el crecimiento de las plantas de la especie común en todos los sitios (*P. ligularis*) varió entre sitios y temporadas de crecimiento (Figura 6.4). Durante la temporada de crecimiento del año húmedo, el efecto fue mayor en el sitio de menor

nivel de estrés (Distrito Subandino) que en los otros dos ($F = 11,13$; $p = 0,004$), entre los cuales no hubo diferencias entre sí. En la temporada de crecimiento del año seco, el tamaño de efecto fue mayor en el sitio de menor nivel de estrés, intermedio en el sitio de nivel de estrés medio y no diferente de cero en el sitio de mayor nivel de estrés ($F = 11,85$; $p = 0,003$) (Figura 6.4).

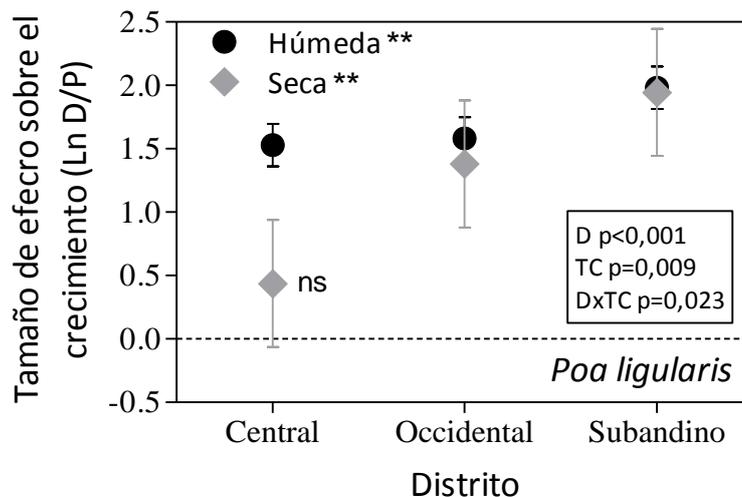


Figura 6.4. Tamaño de efecto ($\ln [D/P]$) del manejo de descansos al pastoreo sobre el crecimiento de las plantas de *P. ligularis* en tres Distritos con diferente nivel regional de estrés (Central: mayor nivel de estrés, Occidental: nivel de estrés intermedio y Subandino: menor nivel de estrés), durante dos temporadas de crecimiento: húmeda (perteneciente a un año húmedo) y seca (perteneciente a un año seco). Los puntos indican el tamaño de efecto medio y las líneas verticales el intervalo de confianza (95%) obtenido mediante el modelo lineal de efectos mixtos considerando la interacción entre los efectos fijos. La tabla muestra los valores p del ANOVA resultante del modelo lineal de efectos mixtos (D: Distrito, TC: temporada de crecimiento). Las diferencias significativas entre Distritos en cada una de las temporadas de crecimiento (húmeda y seca) se indican con asteriscos al lado de la referencia (**= $p < 0,001$). Cuando no hubo efecto significativo en una condición (i.e. el tamaño de efecto no fue distinto de 0), se indica al lado del punto (ns: no significativo).

El tamaño de efecto sobre el crecimiento de las plantas de las dos especies dominantes en cada sitio presentó diferentes patrones asociados a las temporadas de crecimiento contrastantes (Figura 6.5). En el sitio de mayor nivel de estrés, *P. ligularis* mostró un efecto significativo y mayor ($F = 15,82$; $p = 0,028$) durante la temporada de crecimiento del año húmedo que durante la del año seco, donde no hubo efecto (Figura

6.5a). Por otro lado, la especie *N. glomerulosa* no presentó efectos significativos durante ninguna de las dos temporadas de crecimiento, que no difirieron entre sí ($F = 0,02$; $p = 0,893$) (Figura 6.5a). En el sitio con nivel de estrés intermedio, mientras que el tamaño de efecto no difirió entre temporadas de crecimiento en *P. ligularis* ($F = 1,03$; $p = 0,385$), en la especie *P. speciosa* decreció en la temporada de crecimiento seca ($F = 11,86$; $p = 0,041$), donde no fue distinto de 0 (Figura 6.5b). Finalmente, en el sitio de menor nivel de estrés, el tamaño de efecto fue muy grande en las dos especies y no varió ni entre especies ($F = 0,24$; $p = 0,642$) ni entre temporadas de crecimiento ($F < 0,01$; $p = 0,986$) (Figura 6.5c).

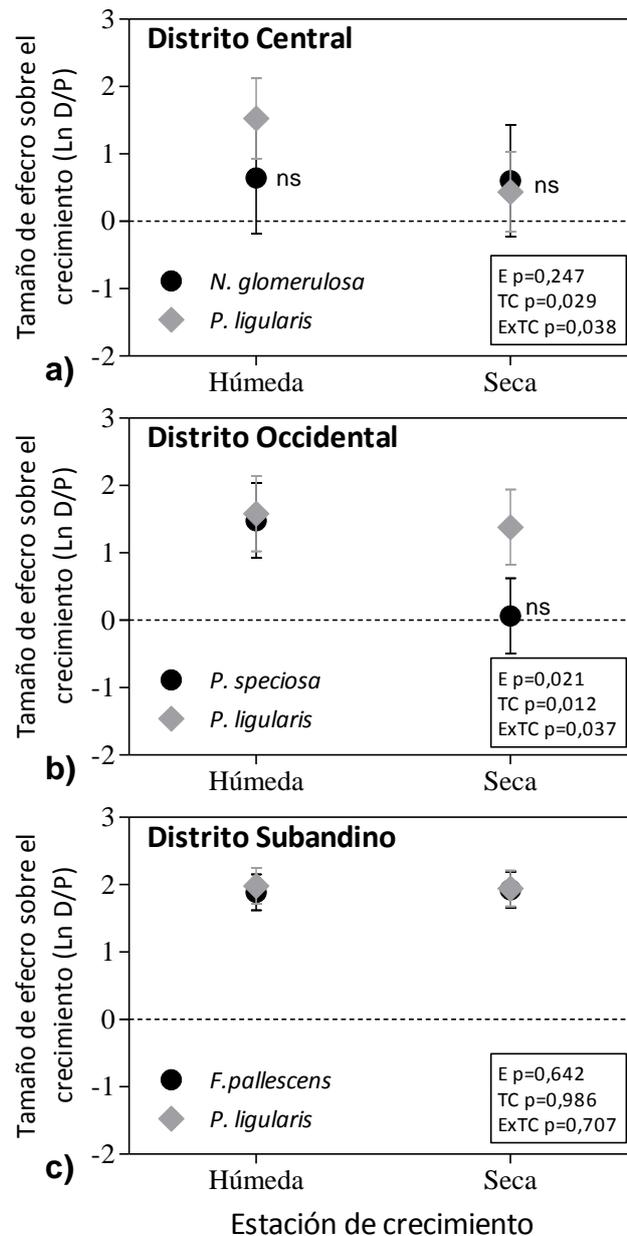


Figura 6.5. Tamaño de efecto (Ln [D/P]) del manejo de descansos al pastoreo sobre el crecimiento de las plantas de las dos especies dominantes de cada sitio con diferente nivel de estrés regional: a) Distrito Central: mayor nivel de estrés (*N. glomerulosa* y *P. ligularis*), b) Distrito Occidental: nivel de estrés intermedio (*P. speciosa* y *P. ligularis*) y c) Distrito Subandino: menor nivel de estrés (*F. pallescens* y *P. ligularis*) durante dos temporadas de crecimiento: húmeda (perteneciente a un año húmedo) y seca (perteneciente a un año seco). Los puntos indican el tamaño de efecto medio y las líneas verticales el intervalo de confianza (95%) resultante del modelo lineal de efectos mixtos de cada sitio. La tabla muestra los valores p del ANOVA obtenidos mediante los modelos lineales mixtos que consideraron la interacción entre los efectos fijos (E: especie, TC: temporada de crecimiento). Cuando no hubo efecto significativo en una condición (i.e. el tamaño de efecto no fue distinto de 0), se indica al lado del punto (ns: no significativo).

DISCUSIÓN

Los principales resultados de este estudio indican que el impacto de los descansos al pastoreo sobre el crecimiento de las plantas forrajeras depende del contexto de estrés regional propio del sitio, de las precipitaciones actuales, de la identidad de las especies de plantas y de la duración de los descansos. En los ecosistemas áridos y semi-áridos estudiados, se demostró que la remoción estratégica de los herbívoros domésticos durante la temporada de crecimiento (descansos) puede ser una herramienta de manejo adecuada para permitir la recuperación de las especies forrajeras dominantes, incrementando el vigor de las plantas y la disponibilidad de forraje, principalmente cuando el estrés hídrico (en interacción con la idiosincrasia de las especies forrajeras) no limita marcadamente el crecimiento. Estos resultados aportan evidencias a favor de la hipótesis planteada. El estudio integra a nivel de individuos los controles a diferentes jerarquías de la respuesta de las plantas, como el contexto biogeográfico y evolutivo (nivel de estrés y especies dominantes), la variación entre años en la disponibilidad de agua y el manejo de los descansos al pastoreo de diferente duración y en distintos momentos. Esta aproximación no había sido estudiada empíricamente.

El tratamiento de pastoreo continuo y el de descanso durante toda la temporada de crecimiento afectaron de manera contrastante el crecimiento de los individuos de las especies forrajeras estudiadas en la mayoría de las situaciones, lo que se atribuye principalmente a la defoliación diferencial que sufren. Las plantas bajo pastoreo continuo tuvieron en general una respuesta negativa en su crecimiento. Esto ocurre probablemente porque las plantas defoliadas requieren un periodo de recuperación para reajustar su morfo-fisiología que varía en función de características inherentes de la especie y del ambiente (Distel 2013). Este ajuste es más factible de satisfacer con un sistema que incluya descansos al pastoreo durante la temporada de crecimiento que bajo

condiciones de pastoreo continuo (Teague y Dowhower 2003; Teague et al. 2013; Distel 2013). El efecto positivo de los descansos en comparación al pastoreo continuo encontrado en este trabajo contradice la idea de que el crecimiento de los pastos está limitado primariamente por las precipitaciones y no por la frecuencia de las defoliaciones en ecosistemas pastoriles áridos y semi-áridos (Bailey y Brown 2011). Los resultados mostraron que el crecimiento de las plantas durante los descansos efectivamente dependió del contexto de estrés y de la especie en cuestión, pero sólo hubo ausencia de efecto de los descansos en el extremo de aridez del gradiente estudiado y en un año seco. Es decir, que el tamaño de efecto, si bien disminuyó al aumentar la aridez, sólo fue particularmente bajo o nulo en el año seco en las especies dominantes en los sitios más áridos. Aunque los mecanismos por los cuales actúan la falta de precipitaciones y la defoliación son distintos (en el primer caso se deja de producir biomasa mientras que en el segundo se produce y se remueve), los patrones encontrados demuestran que el crecimiento de las plantas varía tanto con las precipitaciones como con la defoliación (Fuhlendorf et al. 2001, Briske et al. 2003) también en ecosistemas áridos y semi-áridos (Distel 2013).

Se ha propuesto que la duración de los periodos de descanso puede ser tan importante para controlar el desempeño de las plantas como la duración de los periodos de pastoreo (Laca 2009). Sin embargo, el tiempo que se requiere para lograr una adecuada recuperación de las plantas de las especies que son defoliadas en los ecosistemas pastoriles áridos y semi-áridos ha sido un tema muy poco explorado (Teague et al. 2009). En este trabajo, el mayor crecimiento de las plantas cuando el descanso al pastoreo duró toda la temporada de crecimiento indica que los periodos de descanso deben ser prolongados para obtener mejores resultados en el vigor de los individuos y evitar la defoliación durante los periodos de mayor crecimiento (Teague et

al. 2013). En cambio, el efecto de los regímenes de descansos más cortos (durante la primera o segunda mitad de la temporada de crecimiento) fue sustancialmente menor, aunque en general, las plantas crecieron más (o decrecieron menos) que bajo el régimen de pastoreo continuo, principalmente durante la temporada de crecimiento del año húmedo. Estos resultados concuerdan con la idea de que en los ecosistemas pastoriles más áridos (con vegetación predominantemente xerofítica como en las estepas estudiadas en este trabajo), los beneficios de los períodos de descanso cortos pueden ser relativamente pequeños en comparación con la ventaja de largos períodos de recuperación (Teague et al. 2009, 2013) debido a las bajas tasas de crecimiento de la plantas. A su vez, muchas veces no se logran beneficios con descansos cortos debido a que se llevan a cabo durante momentos en que las plantas son incapaces de responder, ya sea por su estado fenológico o porque las condiciones ambientales, como la disponibilidad hídrica, limitan el crecimiento (Laca 2009). Por estas razones, se ha propuesto que los ecosistemas más áridos generalmente requieren períodos de recuperación prolongados (Heitschmidt y Taylor 1991), muchas veces mayores a un año (Bradford 1998; Howell 2006). Sin embargo, se ha demostrado que si la duración del descanso es demasiado larga (exclusión de los herbívoros por varios años) el efecto positivo de los descansos desaparece debido a que este tipo de exclusión promueve un cambio en el régimen de disturbios (i.e. elimina la remoción de biomasa, el aporte de heces/orina y el pisoteo por parte del ganado) que degrada la estructura y el funcionamiento en comparación con situaciones de pastoreo moderado (Oñatibia y Aguiar 2016). De esta manera, no sería una práctica de manejo apropiada para incrementar la biomasa forrajera (Oñatibia et al. 2015).

Los métodos de manejo del pastoreo con descansos comúnmente aplicados en ecosistemas pastoriles áridos tienen con frecuencia una alta tasa de fracaso porque en

general no permiten flexibilidad en el movimiento del ganado para ajustar la presión de pastoreo a la variación en la calidad y la cantidad de forraje (Fynn 2012). Si bien los resultados de este estudio no son comparables con los de los que generalmente comparan distintos sistemas de pastoreo, debido a que en el presente trabajo no se mantuvo la carga animal constante en los distintos tratamientos, los resultados indican que la falta de éxito en general de los sistemas de pastoreo con descansos podría deberse parcialmente a que no se contemplan las condiciones del contexto ni la capacidad de respuesta de las especies forrajeras dominantes cuando se aplican los descansos. Los periodos cortos de descanso fijos que se aplican en la mayoría de los sistemas de pastoreo pueden no coincidir con los pulsos claves de lluvia y mineralización de nutrientes en la época de crecimiento y entonces se reduce la eficiencia en recuperar funcionalmente los pastos pastoreados (Fynn 2012). Estos desajustes pueden impedir que los herbívoros domésticos se comporten como ingenieros del ecosistema (Derner et al. 2009) promoviendo la producción y disponibilidad de forraje (Oñatibia et al. 2015). Por esto, es esencial adquirir una comprensión funcional de los procesos ecológicos básicos que controlan las respuestas al pastoreo en sistemas naturales (Archer y Smeins 1991; Teague et al. 2013). En este sentido, aunque en el presente estudio se evaluaron tratamientos de descansos fijos, los mismos fueron aplicados en distintos momentos, con diferente duración y en comunidades bajo diferente nivel de estrés y dominadas por distintas especies, proporcionando evidencia preliminar de cómo el momento y la duración de los períodos de descanso deberían ser regulados y en qué condiciones de estrés hídrico (regional histórico y precipitaciones actuales) serían más eficaces en las estepas áridas y semi-áridas estudiadas. En este tipo de ecosistemas, se ha propuesto que las plantas pueden requerir una defoliación controlada durante la temporada de reposo y no ser defoliadas durante la de crecimiento para mostrar un mejor desempeño (Teague

et al. 2013), tal como fue observado empíricamente en este trabajo. Sin embargo, para poder implementar este tipo de manejo, los establecimientos ganaderos deben tener áreas de pastoreo donde se puedan ubicar los animales (con densidades mucho mayores) durante los descansos en la temporada de crecimiento de las estepas. En los establecimientos patagónicos como los estudiados, se podría utilizar para este propósito veranadas o mallines de manera rotativa, que son áreas más húmedas y productivas (Buono et al. 2010) y, por lo tanto, requerirían menores periodos de recuperación y mucha menor superficie para sostener la misma cantidad de animales.

Finalmente, cabe mencionar que en las decisiones de manejo del pastoreo no se debería perder de vista el capital natural de los ecosistemas pastoriles (i.e. principalmente el forraje) que es el primer eslabón de la cadena de valor (Ares 2007). Las estrategias aplicadas deben apuntar al mantenimiento del vigor de las especies forrajeras dominantes, maximizando su productividad (Distel 2013; Oñatibia y Aguiar 2016). En este sentido, se debería buscar evitar el sobrepastoreo de los individuos dejando un nivel adecuado de biomasa residual (Briske 1991) y otorgar periodos de descanso que permitan la recuperación del área foliar removida por defoliación (Ferraro y Oesterheld 2002; Distel 2013). Sin embargo, debido a que los ecosistemas áridos están sometidos a una elevada incertidumbre climática (p.ej. alta variabilidad temporal y espacial en las precipitaciones y en la productividad primaria neta) (Noy-Meir 1973), el diseño adecuado resulta complejo y debe ser flexible y enmarcado en un manejo adaptativo con objetivos productivos específicos (Capítulo II; Kothmann et al. 2009; Teague et al. 2013; Distel 2013). En estos ecosistemas, si bien el impacto de los descansos puede ser pequeño y a su vez disminuye con la aridez, con un ajuste flexible se pueden lograr beneficios en el mediano y largo plazo en la productividad primaria, secundaria y en la provisión de servicios ecosistémicos (Frank et al. 1998). Asimismo,

la condición o estado de degradación también puede controlar las respuestas al manejo con descansos, debido a que los sitios degradados se comportarían como más áridos que su condición no degradada (Capítulo V) y, por lo tanto, tendrían menor capacidad para responder a este tipo de práctica de manejo. De esta manera, la recuperación de la vegetación en áreas muy degradadas a través del manejo de los descansos al pastoreo se lograría en un periodo de tiempo más prolongado, es decir en el largo plazo.

CAPÍTULO VII

Discusión general

MOTIVACIÓN, HIPÓTESIS Y RESULTADOS PRINCIPALES

El estudio de los patrones y procesos que genera y mantiene el pastoreo en las comunidades vegetales ha sido un tema central en la ecología de ecosistemas pastoriles (Milchunas y Lauenroth 1993). Como resultado de algunos efectos ampliamente documentados, principalmente a nivel de comunidad, se ha concluido de manera generalizada que el pastoreo por herbívoros domésticos tiene impactos negativos sobre la estructura de la vegetación en la mayoría de las explotaciones comerciales y que es una de las mayores causas de desertificación en ecosistemas pastoriles áridos (Dregne 1983; Schlesinger et al. 1990; Brown et al. 1997; Ares et al. 2003; Reynolds et al. 2007; Xu et al. 2011). Sin embargo, algunos resultados antagónicos han evidenciado que la estimación de los impactos del pastoreo es un tema controvertido para la ecología de estos ecosistemas (Belsky 1992; Milchunas y Lauenroth 1993; Oesterheld et al. 1999; Briske et al. 2008; Wu et al. 2013; Oñatibia y Aguiar 2016). Muchos de los estudios han sido fenomenológicos. También es común que las variables de respuesta o niveles indagados respondan a la facilidad (o familiaridad) de medición más que al significado ecológico. De esta manera se suele eludir parte de la complejidad propia del problema; ¿cuál es la percepción de los animales en pastoreo de la disponibilidad forrajera? En este sentido, uno de los supuestos generales que motivó la tesis es que, para entender más acabadamente los procesos o mecanismos detrás de los diferentes patrones de respuesta al pastoreo, se requieren estudios que evalúen los controles de la interacción planta-herbívoro a distintos niveles jerárquicos de organización y que contemplen los determinantes del pastoreo selectivo y sus impactos sobre la vegetación. A pesar de su relevancia y de la abundante teoría desarrollada, esta retroalimentación entre la selectividad de los herbívoros y los recursos forrajeros a distintos niveles ha sido poco evaluada empíricamente. Es decir que habría más desarrollo conceptual que datos

robustos sobre estos procesos. En muchos casos se dan por corroboradas ideas muy discutidas pero poco probadas en el campo, tales como la forma en que los herbívoros seleccionan entre plantas y entre especies o la efectividad de los descansos al pastoreo.

El propósito general de esta tesis fue avanzar en el entendimiento del efecto del pastoreo selectivo y los controles de esa selectividad a distintos niveles jerárquicos, desde el pastoreo heterogéneo o asimétrico entre plantas individuales hasta el uso desigual y sus efectos a lo largo de un lote. Además se evaluaron los efectos del pastoreo sobre las plantas, los parches de vegetación y la estructura de comunidades ubicadas a lo largo de un gradiente regional de precipitaciones. La tesis se desarrolló en estepas áridas y semi-áridas de la Patagonia, que son sistemas en los cuales el principal uso es el pastoreo por ovinos y en general tienen una larga historia de investigación que permite contar con datos científicos y una acabada descripción de su historia natural (fundamentalmente en los Distritos Occidental y Subandino). A nivel de planta, se estudió cómo las diferencias morfológicas entre individuos, dentro de una especie y entre especies, determinan la defoliación diferencial que sufren las plantas (Capítulo II). También se estudió la influencia del manejo de los descansos al pastoreo sobre el crecimiento de plantas individuales de gramíneas forrajeras dominantes a lo largo del gradiente de productividad, en años contrastantes en términos de precipitaciones (Capítulo VI). A nivel de población, se estudió cómo los cambios a lo largo de una región en la densidad de las especies forrajeras, en la cantidad de material muerto acumulado en las plantas y en la presión de pastoreo afectaron el nivel de consumo de especies de pastos dominantes de diferente preferencia (Capítulo III). A nivel de parche de vegetación dentro de la comunidad, se estudió el efecto de la presión de pastoreo de mediano/largo plazo sobre la organización de los parches del mosaico de vegetación y la cobertura total y específica de plantas a lo largo del gradiente regional de

productividad (Capítulo V). Finalmente, a nivel de lote, se estudió de qué manera el tamaño del lote controla el cambio en la presión de herbivoría a distancias crecientes de la aguada sobre las diferentes especies, promoviendo cambios en las poblaciones que se integran en la estructura y dinámica de parches del mosaico de vegetación y la composición de la comunidad (Capítulo IV). A continuación haré un repaso de las hipótesis testeadas y los resultados alcanzados.

A nivel de planta se planteó que el pastoreo ovino es muy selectivo a cargas moderadas y, dentro de las plantas individuales de una especie con alta preferencia, los herbívoros seleccionan aquellas con baja proporción de tejido muerto o previamente defoliadas por sobre plantas grandes, envejecidas o con mucho material muerto, debido a que tienen la biomasa verde de mayor calidad más accesible. En cambio, en especies menos preferidas, cambios hacia morfotipos más atractivos no promovería mayor herbivoría, debido a que, a cargas moderadas, la disponibilidad de forraje por animal permite a los herbívoros ser muy selectivos en su dieta (Capítulo II). Efectivamente los datos corroboraron que la preferencia por una determinada planta depende de su identidad, de sus características morfológicas que determinan la accesibilidad a la biomasa de mayor calidad y en mucha menor medida del momento del año (Figuras 2.3 y 2.4). La aproximación manipulativa de este estudio permitió corroborar las ideas propuestas sobre la selectividad entre plantas de manera robusta abandonando la aproximación observacional que ha sido la más comúnmente usada.

También se hipotetizó, integrado a nivel de individuos, que los periodos de descanso son efectivos para incrementar el crecimiento de las plantas sólo si la disponibilidad de recursos es adecuada. Además se propuso que el tamaño de la respuesta depende de las características de las especies que les confieren capacidad para

responder al pastoreo alternado con descansos y de la duración de los descansos (Capítulo VI). Los resultados apoyan estas hipótesis. El manejo de los descansos al pastoreo controla el crecimiento de las plantas forrajeras, pero la magnitud de ese efecto depende del contexto de estrés regional, de las precipitaciones del año, de la especie y de la duración del periodo de descanso (Figuras 6.1, 6.2, 6.3, 6.4 y 6.5; Tablas 6.1 y 6.3). En mi conocimiento este es el primer estudio que estudia la interacción del nivel de estrés regional histórico, con la variación en el nivel de estrés interanual dada por las precipitaciones de cada año y con el estrés por pastoreo como controles de la respuesta de las plantas.

A nivel de población, se evaluó la hipótesis que las poblaciones de especies más preferidas son intensamente defoliadas en la mayoría de las condiciones pastoreadas, independientemente de su abundancia absoluta y relativa a otras poblaciones forrajeras en la comunidad, mientras que las poblaciones de especies menos preferidas comienzan a ser consumidas cuando la presión de pastoreo se incrementa y/o la abundancia de especies más preferidas disminuye. Asimismo, se planteó que las plantas con poco material muerto acumulado son más intensamente defoliadas debido a que la falta de material muerto deja más accesible la biomasa verde (Capítulo III). En el estudio del Capítulo III se mostraron evidencias empíricas de que la frecuencia de plantas defoliadas y el grado de consumo dependen marcadamente de la preferencia de la especie. En la especie más preferida, el principal determinante es la presión de pastoreo (Tabla 3.1; Figura 3.2a y b). En la especie de preferencia intermedia, la defoliación aumenta con la presión de pastoreo, mientras que se relaciona negativamente con el material muerto de las plantas y la densidad de la especie más preferida (Tabla 3.1; Figura 3.2c y d). En la especie de menor preferencia, la defoliación decrece con el aumento en el porcentaje de biomasa muerta de las plantas y el incremento de la

densidad de las dos especies más preferidas, independientemente de la presión de pastoreo (Tabla 3.1; Figura 3.2e y f). La evaluación de los controles de la selectividad entre especies dominantes aporta conocimiento empírico sobre el consumo heterogéneo de las distintas poblaciones dominantes, el cual ha recibido muy poca atención en la literatura en relación al consumo total de forraje, a pesar de su relevancia y de que ha sido propuesto como una de las principales causas de degradación.

A nivel de parche de vegetación, la hipótesis indicaba que el efecto del pastoreo sobre la agregación de la vegetación en parches es menor a medida que aumenta el nivel de estrés (menor productividad), debido a que las especies dominantes que componen los parches adaptadas a sitios con mayor estrés abiótico tienen características que les confieren mayor capacidad para resistir la herbivoría en relación a las especies adaptadas a sitios con menor estrés. Por lo tanto, la mayor resistencia de las especies dominantes en los sitios menos productivos determina que el efecto del pastoreo sobre la cobertura de plantas y los tamaños de parches sea menor (Capítulo V). Los resultados aportaron evidencias a favor de la hipótesis al exhibir que el impacto del incremento en la presión de pastoreo sobre la cobertura de la vegetación y su agregación en parches fue mayor en el sitio de menor nivel de estrés regional (Figuras 5.1, 5.2 y 5.3). En relación con lo visto en los estudios anteriores, estos impactos del pastoreo pueden ser explicados por los patrones de respuesta de las especies dominantes que componen los parches, los cuales estarían asociados al grado de resistencia a la herbivoría de las especies de cada sitio (Tabla 5.1). Esta información es relevante para entender los patrones de respuesta al pastoreo de distintos ecosistemas que presentan la vegetación agregada en parches de vegetación. A su vez, resalta la relevancia de la idiosincrasia de las especies dominantes como control de las respuestas y tiene implicancias sobre el manejo de la presión de pastoreo.

A nivel de lote, se planteó que el tamaño de las unidades de manejo, al determinar el área potencial de pastoreo, controla la selectividad y los impactos de las ovejas en el espacio. A medida que aumenta el tamaño del lote, la heterogeneidad de uso y, por lo tanto, del impacto del pastoreo también aumentan, debido a que las ovejas seleccionan las áreas cercanas a las aguadas y allí la presión de pastoreo es mayor en lotes grandes producto de la mayor densidad animal que reciben. Asimismo, las áreas más alejadas reciben menor impacto en lotes de mayor tamaño debido a la menor intensidad de exploración de los herbívoros en toda el área (Capítulo IV). Efectivamente, los resultados del estudio demostraron que el tamaño de los lotes determina el patrón espacial del efecto del pastoreo sobre la vegetación, medido mediante los cambios producidos por la diferente presión de pastoreo que reciben las áreas a distancias crecientes a la aguada (Tabla 4.1; Figuras 4.1, 4.3, 4.4, 4.5 y 4.8). En los lotes grandes, la cobertura de plantas, la estructura de las especies de pastos dominantes y la densidad de heces difirieron en mayor medida entre áreas cercanas y alejadas a las aguadas que en aquellos lotes más pequeños, donde las diferencias en la vegetación y en las heces ovinas fueron menores. A mi entender, el impacto de modificar el área potencial de pastoreo sobre la heterogeneidad del efecto de los herbívoros no había sido tratado con un control experimental que aísle el efecto de otras variables que suelen co-variar con el tamaño de los lotes y además que evalúe variables de vegetación que responden en el mediano y largo plazo.

CONTRIBUCIONES

Los aportes de esta tesis pueden resumirse en tres aspectos principales que fueron empíricamente evaluados: i) La interacción planta herbívoro a distintos niveles; ii) el nivel de estrés regional como control de la interacción entre la vegetación y los herbívoros y iii) la presión de pastoreo como uno de los principales controles tanto de la

selectividad de los herbívoros como de sus efectos sobre la vegetación a los distintos niveles. Estos aspectos son discutidos a continuación.

Interacción planta-herbívoro: selectividad y efectos del pastoreo a distintos niveles

Se ha propuesto que los herbívoros seleccionan su dieta de manera jerárquica a distintos niveles (Senft et al. 1987; Stuth 1991) y pueden inducir grandes cambios sobre la estructura de la vegetación (Milchunas y Lauenroth 1993). A su vez, los diferentes patrones de la estructura de la vegetación controlan las tasas de herbivoría reflejando esa selectividad a los distintos niveles (Adler et al. 2001, 2005; Cingolani et al. 2005a). De esta manera, la forma en que interactúan los herbívoros con la vegetación no es direccional (pastoreo selectivo que impacta sobre la vegetación) como ha sido en muchos casos estudiada, sino que se generaría una retroalimentación entre la vegetación y los herbívoros. Esta es una de las principales ideas que abordó la tesis. Los controles de la interacción planta-herbívoro dependen de cada nivel (Figura 7.1) y los resultados de esta tesis permitieron incorporar mayor comprensión de la complejidad propia de la interacción en el modelo de jerarquía de selección de la dieta (Senft et al. 1987; Senft 1989; Stuth 1991), al evaluar algunos de los controles de la selectividad a distintos niveles y, a su vez, al estudiar efectos del pastoreo que retroalimentan la interacción a cada nivel (Figura 7.1). Dentro de los controles evaluados, uno de los aspectos principales que se demostró en la tesis es que la identidad de las especies dominantes funciona como un determinante de máxima jerarquía de la interacción planta-herbívoro a los distintos niveles (ver subtítulo siguiente).

En la mayoría de los ecosistemas pastoriles intervenidos por los humanos el uso de alambrados restringe el movimiento de los animales y limita la selectividad a niveles gruesos (región, paisaje). Una de las contribuciones de la tesis indica que el tamaño de

las áreas alambradas controla la selectividad, la distribución y los impactos de los animales en el espacio (Capítulo IV; Figura 7.1, interacción a nivel de paisaje/lote). En este sentido, la manipulación del tamaño de los lotes *per se* fue corroborada como una herramienta útil para manipular el impacto en el espacio de los herbívoros. Otro de los aportes de la tesis indica que dentro de un lote, los impactos sobre la composición de las comunidades, los parches de vegetación, la estructura de las poblaciones dominantes y las plantas individuales dependen en gran medida de la presión local de pastoreo que reciben (Capítulos IV y V; Figura 7.1, flechas rojas). La selectividad de los herbívoros juega un rol central en estos patrones. Los estudios de la tesis exhibieron que la importancia de los controles de la selectividad cambia con el nivel considerado. Por un lado, se demostró que el consumo selectivo de los herbívoros por una determinada especie depende de controles comunitarios (i.e. la abundancia de las diferentes especies forrajeras) y de la presión de pastoreo, pero la importancia de estos factores cambia sustancialmente con la identidad de la especie (Capítulo III; Figura 7.1, interacción a nivel de comunidad). Este tipo de enfoque permite predecir el grado de consumo en función de cambios en el manejo de la presión de pastoreo y en la composición de las comunidades. Por otro lado, a nivel de planta, se demostró que la accesibilidad al forraje determinada por la morfología de las plantas y la identidad de la especie son los principales factores que determinan el consumo selectivo de individuos. Otra contribución de la tesis, integrada a nivel de planta, aportó resultados sobre bajo qué condiciones del ambiente abiótico y en qué especies forrajeras son efectivos los descansos al pastoreo para controlar el crecimiento de plantas de especies dominantes en tres comunidades a lo largo de una región (Capítulo II y VI; Figura 7.1, interacción a nivel de planta). Estos aportes también resaltan la relevancia de variación interanual en las precipitaciones como determinantes de las respuestas de las plantas.

En ecosistemas áridos y semi-áridos como los estudiados en esta tesis, la vegetación es generalmente discontinua y se pueden describir parches con alta cobertura y biomasa y parches de suelo desnudo (Aguiar y Sala 1999). Uno de los aportes de la tesis fue evaluar, a lo largo de un gradiente de estrés regional (ver subtítulo siguiente), el impacto del pastoreo a nivel de parches, aspecto que ha sido poco explorado (cf. Bisigato y Bertiller 1997) y juega un rol fundamental en el funcionamiento de estos ecosistemas pastoriles (Ludwig y Tongway 1995; Aguiar y Sala 1999). Este estudio también destaca, además de la relevancia de la presión de pastoreo y la disponibilidad de recursos, las características de las especies dominantes que componen los parches de vegetación como un control relevante de la interacción a este nivel (Capítulo V; Figura 7.1, interacción nivel de parche).

Implicancias para el manejo del pastoreo

En términos de manejo, los resultados empíricos de esta tesis sobre la interacción planta-herbívoro sugieren, por un lado, incrementar la intensidad de pastoreo instantánea en periodos de ocupación cortos (aunque esto no es un resultado directo de la tesis) para promover la accesibilidad al forraje de las plantas y aumentar el consumo de especies menos preferidas. Por otro lado, sugieren también sobre una base empírica la aplicación de periodos de descanso prolongados durante la temporada de crecimiento (en condiciones ambientales favorables) para permitir que los herbívoros realicen una ingeniería positiva sobre su propia dieta, incrementando el forraje al nivel que interactúan directamente con la vegetación. Estas ideas sobre manejo han sido ampliamente debatidas (ver Capítulo VI) aunque la corroboración con estudios rigurosos de campo es escasa.

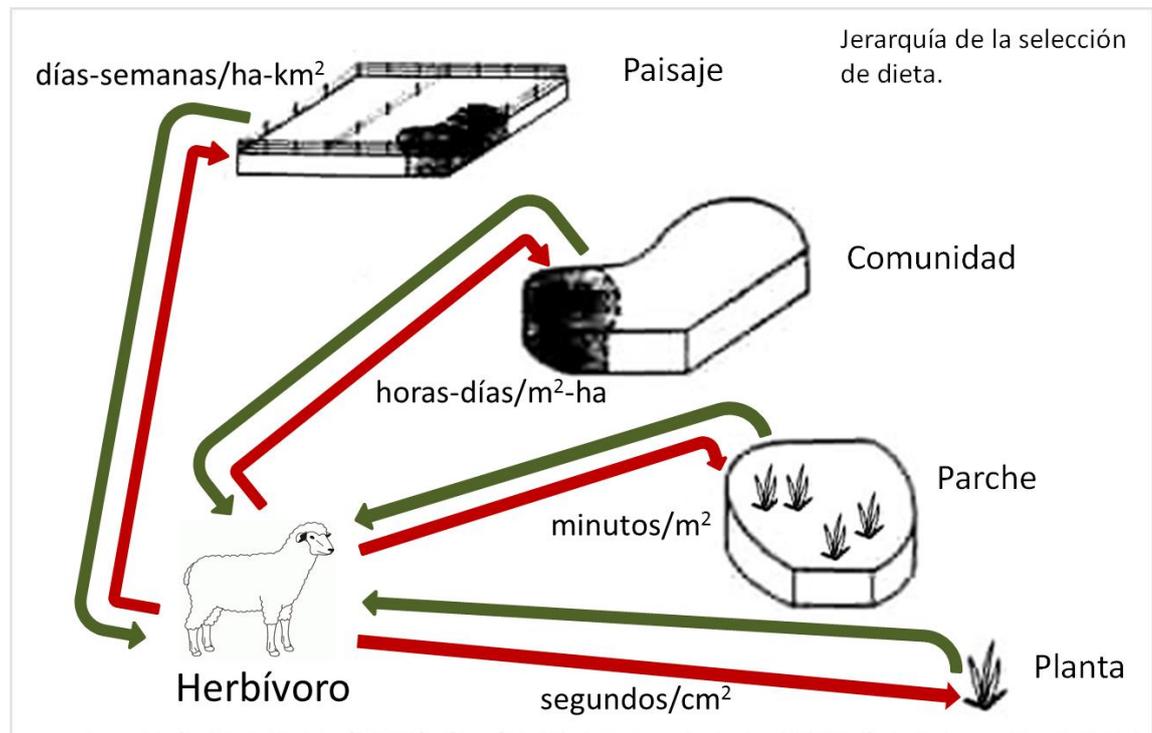


Figura 7.1. Interacción planta herbívoro a los distintos niveles a partir del modelo de jerarquía de selección de la dieta propuesto por Stuth 1991, basado en los modelos de Senft et al 1987 y Senft 1989. A medida que los niveles son más gruesos aumentan las escalas espaciales y temporales en las que ocurren los procesos y se observan los patrones (se indican las principales unidades en cada nivel). Las flechas verdes indican los controles de la vegetación sobre el consumo selectivos de los herbívoros evaluados en la tesis, entre los cuales la identidad de las especies dominantes juega un rol central. Las flechas rojas indican los efectos del pastoreo medidos en la tesis sobre la vegetación, los cuales están en gran medida controlados por la presión de pastoreo. La flecha verde a nivel de paisaje representa el tamaño del lote como control sobre la selectividad herbívoros, mientras que la roja representa los efectos del pastoreo en el espacio dentro de un lote mediados por la presión de pastoreo local. A nivel de comunidad, la flecha verde representa las abundancias de las especies como control de la selectividad y la roja los efectos de la presión de pastoreo sobre el consumo de las distintas especies. A nivel de parche, la flecha verde representa las características de las especies que componen los parches como control del impacto de los herbívoros, que está determinado a su vez por la presión de pastoreo (flecha roja). Finalmente a nivel de planta, la flecha verde representa la morfología de las plantas y las especies como controles del grado de consumo, mientras que la roja, la defoliación de los herbívoros y los tiempos de descanso como controles del crecimiento y la morfología de las plantas.

Nivel de estrés regional

Históricamente, los grandes herbívoros se movían de forma nómada a lo largo de las regiones en función de los pulsos de producción de forraje asociados a las precipitaciones (McNaughton 1985; Senft et al. 1987). Actualmente, ese comportamiento está restringido por el uso de alambrados en la mayoría de los ecosistemas pastoriles y sólo algunos sistemas trashumantes dan cuenta y utilizan esta

heterogeneidad. Una diferencia importante del enfoque de esta tesis con los modelos clásicos (Senft et al. 1987; Bailey et al. 1996) es que los alambrados imponen un límite fáctico a la jerarquía del pastoreo. Dada esta restricción en la selectividad, el nivel de estrés regional pierde relevancia en controlar el movimiento de los herbívoros. Sin embargo, como se demostró en algunos de los estudios de la tesis, este estrés abiótico sigue siendo un control de gran jerarquía sobre la interacción entre los herbívoros y la vegetación, no sólo a través de la disponibilidad de recursos, sino fundamentalmente mediante la determinación biogeográfica y evolutiva de las especies que dominan las distintas comunidades a lo largo de los gradientes regionales de recursos (Capítulos V y VI). La “región ecológica” determina las características de las especies dominantes que son relevantes para responder a los cambios en el régimen de disturbios por pastoreo o a la variabilidad climática (Figura 7.2). Esta tesis además de incorporar la retroalimentación al modelo de jerarquías, incorporó el contexto de estrés regional como un control biogeográfico y evolutivo de la interacción planta-herbívoro a diferentes niveles (Figura 7.2).

Presión de pastoreo

La mayor parte del conocimiento sobre los efectos del pastoreo en ecosistemas pastoriles proviene de comparaciones entre sitios pastoreados y clausuras (Milchunas y Lauenroth 1993; Pizzio et al. 2016) y en muchos casos se desconoce la intensidad de pastoreo en las áreas donde están presentes los herbívoros. Este tipo de enfoque tiene serias limitantes para hacer inferencias y extrapolar los resultados. Se ha propuesto que para poner a prueba hipótesis acerca de los efectos del pastoreo se requieren experimentos que contemplen múltiples intensidades de pastoreo, que es la forma en que es abordado el pastoreo en los modelos generales (Milchunas et al. 1988; Westoby et al. 1989; Cingolani et al. 2005b; Oesterheld y Semmartin 2011). La intensidad de

pastoreo puede ser un mecanismo importante en determinar el impacto de los herbívoros y la respuesta de la vegetación (Hart et al. 1993b; Oesterheld y Semmartin 2011). En esta tesis se utilizaron gradientes continuos de intensidad pastoreo que contemplan la carga animal o el consumo por unidad de área y la productividad primaria neta de los ecosistemas pastoriles estudiados. De este modo se obtiene una estimación de la presión de pastoreo que resulta aplicable a cualquier ecosistema y permite su comparación (Capítulos III y V). Finalmente, los principales resultados de la tesis corroboran que la presión de pastoreo es efectivamente una variable determinante tanto de la selectividad de los herbívoros como de sus efectos sobre la vegetación y, por lo tanto, del desempeño de los ecosistemas pastoriles.

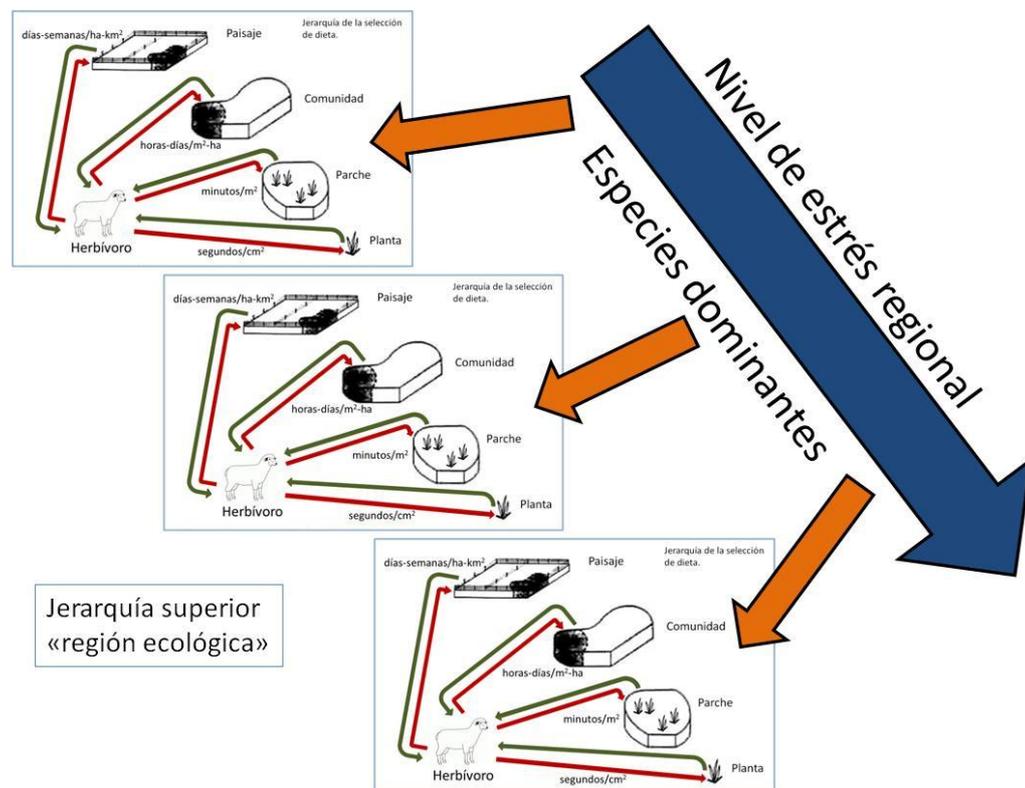


Figura 7.2. Influencia del nivel de estrés regional sobre las interacciones entre los herbívoros y la vegetación a niveles de planta, parche, comunidad y paisaje dentro de un lote. La flecha azul representa un gradiente de estrés regional a lo largo del cual varía la disponibilidad de recursos y las especies dominantes. Las tres flechas naranjas representan el control de jerarquía superior que ejerce la región ecológica sobre las interacciones.

PERSPECTIVAS

En la presente tesis se abordaron algunos aspectos de los efectos de los herbívoros sobre la vegetación, de los controles del pastoreo selectivo y se demostró que el pastoreo interactúa con el nivel de estrés regional, las especies y la variabilidad en las precipitaciones en determinar las respuestas de la vegetación. Sin embargo, la interacción entre distintos tipos de estrés (p.ej. estrés hídrico -abiótico- y estrés por pastoreo -biótico-) como determinante de la estructura de la vegetación y el funcionamiento ecosistémico ha sido poco explorada y se desconoce si efectivamente existen sinergismos entre estas fuerzas, como se ha enfatizado en modelos conceptuales generales y locales. Periodos de sequía y pastoreo intenso han sido propuestos como los principales factores que promueven transiciones abruptas en los ecosistemas pastoriles (Westoby et al. 1989; Cingolani et al. 2005b; López et al. 2011; Kéfi et al. 2007). Sin embargo, estas hipótesis han sido puestas a prueba mayormente mediante estudios descriptivos y aún no se han realizado estudios rigurosos de las respuestas demográficas de las especies a estos dos factores en conjunto. A más de 25 años de haberse propuesto estas hipótesis sobre transiciones, los escenarios de cambio climático y de uso de la tierra hacen perentorio profundizar el conocimiento sobre los mecanismos de acción individual y conjunto de ambos tipos de estrés sobre las poblaciones y sus interacciones.

Para avanzar en el conocimiento de la respuestas de los ecosistemas pastoriles a la interacción entre distintos tipos de estrés (por recursos: abiótico y por pastoreo: biótico) se requieren de manera complementaria estudios descriptivo-comparativos (en tiempo y espacio) y manipulativos. Los estudios descriptivos deberían abarcar distintas presiones de pastoreo bajo diferentes niveles de estrés a lo largo de gradientes regionales de precipitaciones y en periodos de tiempo prolongados. La instalación de parcelas permanentes en los diferentes contextos de estrés permitiría evaluar la dinámica en el

tiempo y la variación interanual de las respuestas. Los estudios manipulativos en los cuales se puede controlar la precipitación que ingresa con interceptores de agua y la presión de pastoreo con exclusiones y manejo de las cargas en una misma comunidad permitirán evaluar simultáneamente los efectos del pastoreo y el estrés por recursos (hídrico) bajo el mismo contexto biogeográfico. En esta tesis se corroboró que la interacción entre los herbívoros y la vegetación está controlada por la biota local producto de procesos biogeográficos y evolutivos y que la presión juega un rol importante. El enfoque complementario de variar la intensidad de la herbivoría y la disponibilidad de agua junto con el contexto biogeográfico-evolutivo de forma descriptiva-comparativa (gradiente de estrés regional) y, por otro lado, variar el pastoreo y la disponibilidad de agua de manera manipulativa manteniendo constante el componente biogeográfico-evolutivo robustecerá las inferencias acerca de los mecanismos y la importancia ecológica de cada tipo de estrés.

BIBLIOGRAFÍA

- Adler, P.B., Raff, D.A. y Lauenroth, W.K. (2001). The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, 128:465-479.
- Adler, P.B., Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K., Sala, O.E. y Burke, I.C. (2004). Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories. *Journal of Applied Ecology*, 41:653-663.
- Adler, P.B., Milchunas, D.G., Sala, O.E., Burke, I.C. y Lauenroth, W.K. (2005). Plant traits and ecosystem grazing effects: comparison of US sagebrush steppe and Patagonian steppe. *Ecological Applications*, 15:774-792.
- Adler, P.B. y Hall, S.A. (2005). The development of forage production and utilization gradients around livestock watering points. *Landscape Ecology*, 20:319-333.
- Agrawal, A.A. (2000). Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends in plant science*, 5:309-313.
- Agricultural Research Council (1980). The nutrient requirement of ruminant livestock. Farntrun Royal: Commonwealth Agricultural Bureaux.
- Aguiar, M.R., Paruelo, J.M., Sala, O.E. y Lauenroth, W.K. (1996). Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: an example from the Patagonian steppe. *Journal of Vegetation Science*, 7:381-390.
- Aguiar, M.R. y Sala, O.E. (1997). Seed distribution constrains the dynamics of the Patagonian steppe. *Ecology*, 78:93-100.
- Aguiar, M.R. y Sala, O.E. (1999). Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 14:273-277.
- Aguiar, M.R. (2005). Biodiversity in grasslands: current changes and scenarios for the future. En: Reynolds, S; Frame, J, (eds.). Grasslands: Developments, Opportunities, Perspectives. Food and Agricultural Organization (FAO), Rome. pp 273-293.
- Allington, G.R.H. y Valone, T.J. (2014). Islands of Fertility: A Byproduct of Grazing? *Ecosystems*, 17:127-141
- Anderson, V.J. y Briske, D.D. (1995). Herbivore-Induced Species Replacement in Grasslands: Is it Driven by Herbivory Tolerance or Avoidance? *Ecological Applications*, 5:1014-1024.
- Anderson, T.M., Ritchie, M.E. y McNaughton, S.J. (2007). Rainfall and soils modify plant community response to grazing in Serengeti National Park. *Ecology*, 88:1191-1201.
- Andrew, M.H. (1988). Grazing impact in relation to livestock watering points. *Trends in Ecology & Evolution*, 3:336-339.
- Animut, G., Goetsch, A.L., Aiken, G.E., Puchala, R., Detweiler, G., Krehbiel, C.R., Merkel, R.C., Sahl, T., Dawson, L.J., Johnson, Z.B. y Gipson, T.A. (2005). Performance and forage selectivity of sheep and goats co-grazing grass/forb pastures at three stocking rates. *Small Ruminant Research*, 59:203-215.
- Archer, S. y Smeins, F.E. (1991). Ecosystem-level processes. Grazing management: an ecological perspective. Timber Press, Portland, pp109-139.
- Ares J.O., Beeskow A.M., Bertiller M.B., Rostagno C.M., Irisarri M.P. y Anchorena J. (1990). Structural and dynamic characteristics of overgrazed grasslands of northern Patagonia, Argentina. En: Breymeyer A. (ed.), Managed Grasslands. Regional Studies. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, pp. 268-274.
- Ares, J., Del Valle, H. y Bisigato, A. (2003). Detection of process-related changes in plant patterns at extended spatial scales during early dryland desertification. *Global Change Biology*, 9:1643-1659.

- Ares, J.O. (2007). Systems valuing of natural capital and investment in extensive pastoral systems: Lessons from the Patagonian case. *Ecological Economics*, 62:162-173.
- Asner, G.P., Elmore, A.J., Olander, L.P., Martin, R.E. y Harris, T. (2004). Grazing Systems, Ecosystem Responses, and Global Change. *Annual Review of Environment and Resources*, 29:261-299.
- Augustine, D.J. y McNaughton, S.J. (1998). Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *The Journal of wildlife management*, 62:1165-1183.
- Augustine, D.J., Booth, D.T., Cox, S.E. y Derner, J.D. (2012). Grazing intensity and spatial heterogeneity in bare soil in a grazing-resistant grassland. *Rangeland Ecology & Management*, 65:39-46.
- Austin, A.T. y Sala, O.E. (2002). Carbon and nitrogen dynamics across a natural precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 13: 351-360.
- Bahamonde, H.A., Gargaglione, V. y Peri, P.L. (2017). Sheep faeces decomposition and nutrient release across an environmental gradient in Southern Patagonia. *Ecología Austral*, 27:18-28.
- Bailey, D.W. y Rittenhouse, L.R. (1989). Management of cattle distribution. *Rangelands*, 11:159-161.
- Bailey, D.W., Gross, J.E., Laca E.A., Rittenhouse, L.R., Coughenour, M.B., Swift, D.M. y Sims, P.L. (1996). Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management*, 49:386-400.
- Bailey, D.W. (2004). Management strategies for optimal grazing distribution and use of arid rangelands. *Journal of Animal Science*, 82:147-153.
- Bailey, D.W. (2005). Identification and creation of optimal habitat conditions for livestock. *Rangeland Ecology & Management* 58:109-118.
- Bailey, D.W. y Brown, J.R. (2011). Rotational Grazing Systems and Livestock Grazing Behavior in Shrub-Dominated Semi-Arid and Arid Rangelands. *Rangeland Ecology & Management*, 64:1-9.
- Bakker, J.P., De Leeuw, J. y Van Wieren, S.E. (1984). Micro-patterns in grassland vegetation created and sustained by sheep-grazing. *Vegetatio*, 55:153-161.
- Baldassini, P., Irisarri, G., Oyarzábal, M. y Paruelo, J.M. (2012). Eficiencia en el uso de la radiación y controles de la productividad de las estepas patagónicas. Reunión Argentina de Ecología. Luján, 2012.
- Barnes, M.K., Norton, B.E., Maeno, M. y Malechek, J.C. (2008). Paddock Size and Stocking Density Affect Spatial Heterogeneity of Grazing. *Rangeland Ecology & Management*, 6:380-388.
- Becker, G.F., Busso, C.A., Montani, T. Orchansky, A.L., Brevedan, R.E., Burgos, M.A. y Flemmer, A.C. (1997). Effects of defoliation of *Stipa tenuis* and *Piptochaetium napostaense* at different phenological stages: Demography and growth. *Journal of Arid Environments*, 35:251-268.
- Belsky, A.J. (1992). Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science*, 3:187-200.
- Bertiller, M.B., Elissalde, N.O. y Rostagno, C.M. (1995). Environmental patterns in plant distribution along a precipitation gradient in western Patagonia. *Journal of Arid Environments*, 29:85-97.

- Bertiller, M.B. y Bisigato, A. (1998). Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state-and-transition model for the Patagonian steppes. *Ecología Austral*, 8:191-200.
- Bertiller, M.B. y Ares, J.O. (2008). Sheep Spatial Grazing Strategies at the Arid Patagonian Monte, Argentina. *Rangeland Ecology & Management*, 61:38-47.
- Bertolami, M. A., Nakamatsu, V. B., Bustos, P.R., Villegas, S. B. y Benítez, M. E. (2002). Producción primaria aérea neta en una estepa árida de Patagonia, Argentina. *Naturalia patagónica*, 1:33-45.
- Bestelmeyer, B.T., Goolsby, D.P. y Archer, S.R. (2011). Spatial perspectives in state-and-transition models: a missing link to land management? *Journal of Applied Ecology*, 48:746-757.
- Bisigato, A.J. y Bertiller, M.B. (1997). Grazing effects on patchy Dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environments*, 36:639-653.
- Bisigato, A.J., Bertiller, M.B., Ares, J.O. y Pazos, G.E. (2005). Effect of grazing on plant patterns in arid ecosystems of Patagonian Monte. *Ecography*, 28:561-572.
- Blanco, L.J., M. Aguilera, J. Paruelo y F. Biurrun. (2008). Grazing effect on NDVI across an aridity gradient in Argentina. *Journal of Arid Environments*, 72:764-776.
- Bonvissuto, G., Moricz de Tesco, O., Astibia, O. y Anchorena, J. (1983). Resultados preliminares sobre los hábitos dietarios de ovinos en un pastizal semidesértico de Patagonia. *Informe de Investigación Agropecuaria (INTA)*, 36:243-253.
- Bradford, D. (1998). Holistic resource management in the West Elks-why it works. *Rangelands*, 20:6-9.
- Bråthen, K.A., Ims, R.A., Yoccoz, N.G., Fauchald, P., Tveraa, T. y Hausner, V.H. (2007). Induced shift in ecosystem productivity? Extensive scale effects of abundant large herbivores. *Ecosystems*, 10:773-789.
- Briske, D.D. (1991). Developmental morphology and physiology of grasses. En: Heitschmidt, R.K. y Stuth, J.W. (eds.). *Grazing management: an ecological perspective*. Timber Press. p. 85-108.
- Briske, D.D. y Heitschmidt, R.K. (1991). An ecological perspective. En: Heitschmidt, R.K. y Stuth, J.W. (eds.). *Grazing management: an ecological perspective*. Timber Press. p. 11-26.
- Briske, D.D., Fuhlendorf, S.D. y Smeins, F.E. (2003). Vegetation dynamics on rangelands: a critique of the current paradigms. *Journal of Applied Ecology*, 40:601-614.
- Briske, D.D., Derner J.D., Brown, J.R., Fuhlendorf, S.D., Teague, R.W., Havstad, K.M., Gillen R.L., Ash, A.J. y Willms, W.D. (2008). Rotational grazing on rangelands: Reconciliation of perception and experimental evidence. *Rangeland Ecology and Management*, 61:3-18.
- Briske, D.D., Sayre, N.F., Huntsinger, L., Fernandez-Gimenez, M., Budd, B. y Derner, J.D. (2011). Origin, persistence, and resolution of the rotational grazing debate: integrating human dimensions into rangeland research. *Rangeland Ecology & Management*, 64:325-334.
- Briske, D.D., Bestelmeyer, B.T., Brown, J.R., Fuhlendorf, S.D. y Polley, H.W. (2013). The Savory Method cannot green deserts or reverse climate change. *Rangelands*, 35:72-74.
- Briske, D.D., Ash, A.J., Derner, J.D. y Huntsinger, L. (2014a). Commentary: A critical assessment of the policy endorsement for holistic management. *Agricultural systems*, 125:50-53.

- Briske, D.D., Bestelmeyer, B.T. y Brown, J.R. (2014). Savory's unsubstantiated claims should not be confused with multipaddock grazing. *Rangelands*, 36:39-42.
- Brown J.H., Valone, T.J. y Curtin, C.G. (1997). Reorganization of an arid ecosystem in response to recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94:9729-9733.
- Brown, J. y Kothmann, M. (2009). Rotational Grazing on Rangelands: Synthesis and Recommendations. *Rangelands*, 31:37-38.
- Buono, G., Oesterheld, M., Nakamatsu, V. y Paruelo, J.M. (2010). Spatial and temporal variation of primary production of Patagonian wet meadows. *Journal of Arid Environments*, 74:1257-1261.
- Busso, C.A., Gittins, C., Becker, G.F. y Ghermandi, L. (2011). Tiller hierarchy and defoliation frequency determine bud viability in the grass *Poa ligularis*. *Ecological research*, 26:985-997.
- Bustos, P., Villegas, S., Castro, I., Nakamatsu, V. y Bertolami, M. (1994). Evaluación preliminar de la productividad primaria aérea neta en el área de Pampa Vaca (Chubut). *Multequina*, 3:51-54.
- Butler J.L. y Briske D.D. (1988). Population structure and tiller demography of the bunchgrass *Schizachyrium scoparium* in response to herbivory. *Oikos*, 51:306-312.
- Cesa, A. y Paruelo, J.M. (2011). Changes in vegetation structure induced by domestic grazing in Patagonia (Southern Argentina). *Journal of Arid Environments*, 75:1129-1135.
- Chapin, F.S. (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:233-260.
- Chen, W., Huang, D., Liu, N., Zhang, Y., Badgery, W.B., Wang, X. y Shen, Y. (2015). Improved grazing management may increase soil carbon sequestration in temperate steppe. *Scientific reports*, 5: 10892.
- Cid, M.S. y Brizuela, M.A. (1998). Heterogeneity in tall fescue pastures created and sustained by cattle grazing. *Journal of Range Management*, 51:644-649.
- Cingolani, A.M., Posse, G. y Collantes, M.B. (2005a). Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 42:50-59.
- Cingolani, A.M., Noy-Meir, I. y Díaz, S. (2005b). Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications*, 15:757-773.
- Cingolani, A.M., Noy-Meir, I., Renison, D.D. y Cabido, M. (2008). La ganadería extensiva: ¿es compatible con la conservación de la biodiversidad y de los suelos?. *Ecología Austral*, 18:253-271.
- Cipriotti, P.A. y Aguiar, M.R. (2005). Grazing effect on patch structure in a semi-arid two-phase vegetation mosaic. *Journal of Vegetation Science*, 16:57-66.
- Cipriotti, P.A. y Aguiar, M.R. (2010). Resource partitioning and interactions enable coexistence in a grass-shrub steppe. *Journal of arid environments*, 74:1111-1120.
- Cipriotti, P.A. y Aguiar, M.R. (2012). Direct and indirect effects of grazing constrain long-term responses of Patagonian shrub populations. *Applied Vegetation Science*, 15:35-47.
- Coley, P.D., Bryant, J.P. y Chapin, F.S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230:895-899.
- Coughenour, M.B. (1985). Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 852-863.

- Coughenour, M.B. (1991). Spatial components of plant-herbivore interactions in pastoral, ranching, and native ungulate ecosystems. *Journal of Range Management*, 44:530-542.
- Crawley, M.J. (2012). The R book. 2da edición. p.1051
- Cyr, H. y Face, M.L. 1993. Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature*, 361:148-150.
- Defossé, G.E. y Bertiller, M.B. (1991). Comparison of four methods of grassland productivity assessment based on *Festuca pallescens* phytomass data. *Journal of Range Management*, 44:199-203.
- DeFries, R.S., Foley, J.A. y Asner, G.P. (2004). Land-use choices: Balancing human needs and ecosystem function. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2:249-257.
- Demment, M.W. y Van Soest, P.J. (1985). A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *American Naturalist*, 125:641-672.
- Deregibus, V.A., Jacobo, E. y Rodríguez, A. (1995). Perspective: Improvement in rangeland condition of the Flooding Pampa of Argentina through controlled grazing. *African Journal of Range & Forage Science*, 12:92-96.
- Derner, J.D., Gillen, R.L., McCollum, F.T. y Tate, K.W. (1994). Little bluestem tiller defoliation patterns under continuous and rotational grazing. *Journal of Range Management*, 47:220-225.
- Derner, J.D., Lauenroth, W.K., Stapp, P. y Augustine, D.J. (2009). Livestock as ecosystem engineers for grassland bird habitat in the western Great Plains of North America. *Rangeland Ecology & Management*, 62:111-118.
- Distel, R.A., Villalba, J.J. y Laborde, H.E. (1994). Effects of early experience on voluntary intake of low-quality roughage by sheep. *Journal of Animal Science*, 72:1191-1195.
- Distel, R.A., Villalba, J.J., Laborde, H.E. y Burgos, M.A. (1996). Persistence of the effects of early experience on consumption of low quality roughage by sheep. *Journal of Animal Science*, 74:965-968.
- Distel, R.A., Didoné, N.G. y Moretto, A.S. (2005). Variations in chemical composition associated with tissue aging in palatable and unpalatable grasses native to central Argentina. *Journal of Arid Environments*, 62:351-357.
- Distel, R.A. y Villalba, J.J. (2007). Diversidad vegetal, selección de dieta y producción animal. *Revista Argentina de Producción Animal*, 27:55-63.
- Distel, R. (2013). Manejo del pastoreo en pastizales de zonas áridas y semiáridas. *Revista Argentina de Producción Animal*, 33:53-64.
- D'Odorico, P., Caylor, K., Okin, G.S. y Scanlon, T.M. (2007). On soil moisture-vegetation feedbacks and their possible effects on the dynamics of dryland ecosystems. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 112(G4).
- D'Odorico, P., Bhattachan, A., Davis, K.F., Ravi, S. y Runyan, C.W. (2013). Global desertification: drivers and feedbacks. *Advances in Water Resources*, 51:326-344.
- Dregne, H.E. (1983). Desertification of arid lands. Harwood academic publishers.
- Easdale, M.H. y Aguiar, M.R. (2012). Regional forage production assessment in arid and semi-arid rangelands—a step towards social-ecological analysis. *Journal of Arid Environments*, 83:35-44.
- Elissalde, N., Escobar, J.M. y Nakamatsu, V. (2002). Inventario y evaluación de pastizales naturales de la zona árida y semiárida de la Patagonia. Estación Experimental Agropecuaria, INTA, Chubut-PAN.

- Fensham, R.J., Fairfax, R. y Dwyer, J.M. (2010). Vegetation responses to the first 20 years of cattle grazing in an Australian desert. *Ecology*, 91:681-692.
- Fernández, R.J., Sala, O.E. y Golluscio, R.A. (1991). Woody and herbaceous aboveground production of a Patagonian steppe. *Journal of Range Management*, 44:434-437.
- Fernández, R.J., Nuñez, A.H. y Soriano, A. (1992). Contrasting demography of two Patagonian shrubs under different conditions of sheep grazing and resource supply. *Oecologia*, 91:39-46.
- Ferraro, D.O. y Oesterheld, M. (2002). Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos*, 98:125-133.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N. y Snyder, P.K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309:570-574.
- Frank, D.A., McNaughton, S.J. y Tracy, B.F. (1998). The ecology of the earth's grazing ecosystems. *BioScience*, 48:513-521.
- Fuhlendorf, S.D., Briske, D.D. y Smeins, F.E. (2001). Herbaceous vegetation change in variable rangeland environments: the relative contribution of grazing and climatic variability. *Applied Vegetation Science*, 4:177-188.
- Fuls, E.R. (1992). Ecosystem modification created by patch-overgrazing in semi-arid grassland. *Journal of Arid Environments*, 23:59-69.
- Fynn, R.W. y O'Connor, T.G. (2000). Effect of stocking rate and rainfall on rangeland dynamics and cattle performance in a semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Applied Ecology*, 37:491-507.
- Fynn, R.W. (2012). Functional resource heterogeneity increases livestock and rangeland productivity. *Rangeland Ecology & Management*, 65:319-329.
- Georgiadis, N.J. y McNaughton, S.J. (1990). Elemental and fibre contents of savanna grasses: variation with grazing, soil type, season and species. *Journal of Applied Ecology*, 27:623-634.
- Gillen, R.L. y Sims, P.L. (2006). Stocking rate and weather impacts on sand sagebrush and grasses: a 20-year record. *Rangeland Ecology & Management*, 59:145-152.
- Golluscio, R.A., León, R.J.C. y Perelman, S.B. (1982). Caracterización fitosociológica de la estepa del Oeste de Chubut; su relación con el gradiente ambiental. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 21:299-324.
- Golluscio R.A., Deregibus V.A. y Paruelo J.M. (1998a) Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecología Austral*. 8:265-284.
- Golluscio, R.A., Paruelo, J.M., Mercuro, J.L. y Deregibus, V.A. (1998b). Urea supplementation effects on the utilization of low-quality forage and lamb production in patagonian rangelands. *Grass and Forage Science*, 53:47-56.
- Golluscio, R.A., Pérez, J.A., Paruelo, J.M. y Ghera, C.M. (2005a). Spatial heterogeneity at different grain sizes in grazed versus ungrazed sites of the Patagonian steppe. *Ecoscience*, 12:103-109.
- Golluscio, R.A., Oesterheld, M. y Aguiar, M.R. (2005b). Relationship between phenology and life form: a test with 25 Patagonian species. *Ecography*, 28:273-282.
- Golluscio, R.A., Austin, A.T., García Martínez, G.C., González-Polo, M., Sala, O.E. y Jackson, R.B. (2009a). Sheep grazing decreases organic carbon and nitrogen pools in the Patagonian steppe: combination of direct and indirect effects. *Ecosystems*, 12:686-697.

- Golluscio, R.A., Bottaro, H.S., Rodano, D., Garbulsky, M., Bobadilla, S., Buratovich, O. y Villa, M. (2009b). Divergencias en la estimación de receptividad ganadera en el noroeste de la Patagonia: diferencias conceptuales y consecuencias prácticas. *Ecología Austral*, 19:3-18.
- Grace, N.D. (1983). A summary of the mineral requirements of sheep and cattle. En: Grace, N.D. (ed.), *The Mineral Requirements of Grazing Ruminants*. Keeling and Mundy Limited, Palmerston North, pp.135-141.
- Graetz, R.D. y Ludwig, J.A. (1978). A method for the analysis of piosphere data applicable to range assessment. *The Rangeland Journal*, 1:126-136.
- Graff, P., Aguiar, M.R. y Chaneton, E.J. (2007). Shifts in positive and negative plant interactions along a grazing intensity gradient. *Ecology*, 88:188-199.
- Grant, S.A., Torvell, L., Common, T.G., Sim, E.M. y Small, J.L. (1996). Controlled grazing studies on *Molinia* grassland: effects of different seasonal patterns and levels of defoliation on *Molinia* growth and responses of swards to controlled grazing by cattle. *Journal of Applied Ecology*, 33:1267-1280.
- Greig Smith, P. (1983). *Quantitative Plant Ecology*, 3ra edición. Blackwell, Oxford, UK.
- Grigera, G., Oesterheld, M. y Pacín, F. (2007). Monitoring forage production for farmers' decision making. *Agricultural Systems*, 94:637-648.
- Hanley, T.A. (1982). The nutritional basis for food selection by ungulates. *Journal of Range Management*, 35:146-151.
- Hart, R.H., Bisso, J. Samuel, M.J. y Waggoner, J.W. (1993a). Grazing systems, pasture size, and cattle grazing behavior, distribution and gains. *Journal of Range Management*, 46:81-87.
- Hart, R.H., Clapp, S. y Test, P.S. (1993b). Grazing strategies, stocking rates, and frequency and intensity of grazing on western wheatgrass and blue grama. *Journal of Range Management*, 46:122-126.
- Hart, R.H. y Ashby, M.M. (1998). Grazing intensities, vegetation, and heifer gains: 55 years on shortgrass. *Journal of Range Management*, 51:392-398.
- Heady, H.F. (1961). Continuous vs. specialized grazing systems: a review and application to the California annual type. *Journal of Range Management*, 14:182-193.
- Heitschmidt, R.K. y Taylor Jr, C.A. (1991). Livestock production. En: Heitschmidt, R.K. y Stuth, J.W. (eds.). *Grazing management: an ecological perspective*. Timber Press. p. 161-177.
- Heitschmidt, R.K., Klement, K.D. y Haferkamp, M.R. (2005). Interactive effects of drought and grazing on Northern Great Plains rangelands. *Rangeland Ecology & Management*, 58:11-19.
- Heshmatti, G.A., Facelli, J.M. y Conran, J.G. (2002). The piosphere revisited: plant species patterns close to waterpoints in small, fenced paddocks in chenopod shrublands of South Australia. *Journal of Arid Environments*, 51:547-560.
- Holechek, J.L., Gomez, H., Molinar, F. y Galt, D. (1999). Grazing studies: what have we learned. *Rangelands*, 21:12-16.
- Hormay, A.L. (1956). How livestock grazing habits and growth requirements of range plants determine sound grazing management. *Journal of Range Management*, 9:161-164.
- Howell, J. (2006). On Twin Creek Ranch-acting on "change requests" in the sagebrush steppe. *In Practice*, 109:8-9.

- Huete, A., Didan, K., Miura, T., Rodriguez, E.P., Gao, X., Ferreira, L.G. y Badhwar, G.D. (2002). Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of Environment* 83:195-213.
- Hunt, L.P., Petty, S., Cowley, R., Fisher, A., Ash, A.J. y MacDonald, N. (2007). Factors affecting the management of cattle grazing distribution in northern Australia: preliminary observations on the effect of paddock size and water points. *The Rangeland Journal*, 29:169-179.
- Hutchings, N.J. y Gordon, I.J. (2001). A dynamic model of herbivore–plant interactions on grasslands. *Ecological Modelling*, 136:209-222.
- Irisarri, J.G.N., Oesterheld, M., Paruelo, J.M., y Texeira, M.A. (2012). Patterns and controls of above-ground net primary production in meadows of Patagonia. A remote sensing approach. *Journal of Vegetation Science*, 23:114-126.
- Jacobo, E.J., Rodríguez, A.M., Bartoloni, N. y Deregibus, V.A. (2006). Rotational grazing effects on rangeland vegetation at a farm scale. *Rangeland Ecology & Management*, 59:249-257.
- James, C.D., Landsberg, J. y Morton, S.R. (1999). Provision of watering points in the Australian arid zone: a review of effects on biota. *Journal of Arid Environments*, 41:87-121.
- Jobbágy, E.G., Paruelo, J.M. y León, R.J. (1996). Vegetation heterogeneity and diversity in flat and mountain landscapes of Patagonia (Argentina). *Journal of vegetation Science*, 7:599-608.
- Jobbágy, E.G. y Sala, O.E. (2000). Controls of grass and shrubs aboveground production in the Patagonian steppe. *Ecological Applications*, 10:541-549.
- Kéfi, S., Rietkerk, M., Alados, C. L., Pueyo, Y., Papanastasis, V. P., ElAich, A. y De Ruiter, P. C. (2007). Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature*, 449:213-217.
- Kothmann, M. (2009). Grazing methods: a viewpoint. *Rangelands*, 31:5-10.
- Kothmann, M., Teague, R., Díaz-Solís, H. y Grant, W. (2009). Viewpoint: new approaches and protocols for grazing management research. *Rangelands*, 31:31-36.
- Laca, E.A. (1998). Spatial memory and food searching mechanisms of cattle. *Journal of Range Management*, 51:370-378.
- Laca, E.A. (2009). New Approaches and Tools for Grazing Management. *Rangeland Ecology & Management*, 62:407-417.
- Laca, E.A., Sokolow, S., Galli, J.R. y Cangiano, C. (2010). Allometry and spatial scales of foraging in mammalian herbivores. *Ecology letters*, 13:311-320.
- Lal, R. (2004). Carbon Sequestration in Dryland Ecosystems. *Environmental Management*, 33:528-544.
- Lange, R.T. y Willcocks, M.C. (1978). The relation between sheep-time spent and egesta accumulated within an arid zone paddock. *Animal Production Science*, 18:764-767.
- Lauenroth, W.K. y Sala, O.E. (1992). Long-term forage production of North American shortgrass steppe. *Ecological Applications*, 2:397-403.
- Le Houérou, H.N. (1996). Climate change, drought and desertification. *Journal of Arid Environments*, 34:133-186.
- Lee, T.D. y Bazzaz, F.A. (1980). Effects of defoliation and competition on growth and reproduction of the annual plant *Abutilon theophrasti*. *Journal of Ecology*, 68:813-821.
- León, R.J.C. y Facelli, J.M. (1981). Descripción de una coenoclinea en el SW del Chubut. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 2:163-171.

- León, R.J.C. y Aguiar M.R. (1985). El deterioro por uso pasturil en estepas herbáceas patagónicas. *Phytocoenologia*, 13:181-196.
- León, R.J.C., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J.M. y Soriano, A. (1998). Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra-andina. *Ecología Austral*, 8:125-144.
- Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology*, 73:1943-1967.
- López, D.R., Cavallero, L., Brizuela, M.A. y Aguiar, M.R. (2011). Ecosystemic structural–functional approach of the state and transition model. *Applied Vegetation Science*, 14:6-16.
- López, D.R., Brizuela, M.A., Willems, P., Aguiar, M.R., Siffredi, G. y Bran, D. (2013). Linking ecosystem resistance, resilience, and stability in steppes of North Patagonia. *Ecological Indicators*, 24:1-11.
- Louthan, A.M., Doak, D.F., Goheen, J.R., Palmer, T.M. y Pringle, R.M. (2013). Climatic stress mediates the impacts of herbivory on plant population structure and components of individual fitness. *Journal of Ecology*, 101:1074-1083.
- Ludwig, J.A. y Tongway, D.J. (1995). Spatial organization of landscapes and its function in semi-arid woodlands, Australia. *Landscape Ecology*, 10:51-63.
- Ludwig, J.A., Eager, R.W., Williams, R.J. y Lowe, L.M. (1999). Declines in vegetation patches, plant diversity, and grasshopper diversity near cattle watering-points in the Victoria River District, Northern Australia. *The Rangeland Journal*, 21:135-149.
- Ludwig, J.A., Bartley, R., Hawdon, A.A., Abbott, B.N. y McJannet, D. (2007). Patch configuration non-linearly affects sediment loss across scales in a grazed catchment in north-east Australia. *Ecosystems*, 10:839-845.
- Maestre, F.T. y Cortina, J. (2004). Insights into ecosystem composition and function in a sequence of degraded semiarid steppes. *Restoration Ecology*, 12:494-502.
- Maestre, F.T. y Escudero, A. (2009). Is the patch size distribution of vegetation a suitable indicator of desertification processes? *Ecology*, 90:1729-1735.
- Malechek, J.C. y Leinweber, C.L. (1972). Forage Selectivity by Goats on Lightly and Heavily Grazed Ranges. *Journal of Range Management*, 25:105-111.
- Maschinski, J. y Whitham, T.G. (1989). The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *American Naturalist*, 134:1-19.
- McNaughton, S.J. (1979). Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist*, 113:691-703.
- McNaughton, S.J. (1984). Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. *American Naturalist*, 124:863-886.
- McNaughton, S.J. (1985). Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological monographs*, 55:259-294.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E. y Lauenroth, W.K. (1988). A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist*, 132:87-106.
- Milchunas, D.G. y Lauenroth, W.K. (1993). Quantitative Effects of Grazing on Vegetation and Soils over a Global Range of Environments. *Ecological Monographs*, 63:327-366.
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis (Island Press, Washington, DC).
- Mingo, A. y Oesterheld, M. (2009). Retention of dead leaves by grasses as a defense against herbivores. A test on the palatable grass *Paspalum dilatatum*. *Oikos*, 118:753-757.

- Monteith, J.L. (1972). Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 9:747-766.
- Moore, K.J. y Jung, H.J.G. (2001). Lignin and fiber digestion. *Journal of Range management*, 54:420-430.
- Moretto, A.S. y Distel, R. A. (1997). Competitive interactions between palatable and unpalatable grasses native to a temperate semi-arid grassland of Argentina. *Plant Ecology*, 130:155-161.
- Moretto, A.S., y Distel, R.A. (1999). Effects of selective defoliation on the competitive interaction between palatable and unpalatable grasses native to a temperate semi-arid grassland of Argentina. *Journal of Arid Environments*, 42: 167-175.
- Mueggler, W.F. (1972). Influence of competition on the response of bluebunch wheatgrass to clipping. *Journal of Range Management*, 25:88-92.
- Müller, B., Frank, K. y Wissel, C. (2007). Relevance of rest periods in non-equilibrium rangeland systems—a modelling analysis. *Agricultural Systems*, 92:295-317.
- Nakagawa, S. y Cuthill, I.C. (2007). Effect size, confidence interval and statistical significance: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, 82:591-605.
- Norton, B.E. (1998). The application of grazing management to increase sustainable livestock production. *Animal production in Australia*, 22:15-26.
- Norton, B.E., Barnes, M. y Teague, R. (2013). Grazing management can improve livestock distribution: increasing accessible forage and effective grazing capacity. *Rangelands*, 35:45-51.
- Noss, R. (1990). Indicators for monitoring biological diversity: A hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4:355-364.
- NoyMeir, I. (1973). Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4:25-41.
- Noy-Meir, I., Gutman, M. y Kaplan, Y. (1989). Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology*, 77:290-310.
- Oesterheld, M., Sala, O.E. y McNaughton, S.J. (1992). Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature*, 356:234-236.
- Oesterheld, M., Loreti, J., Semmartin, M. y Paruelo, J.M. (1999). Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. En: *Ecosystems of Disturbed Ground*. Walker, L.R. (ed.). Elsevier, New York, p. 287-306.
- Oesterheld, M. y Semmartin, M. (2011). Impact of grazing on species composition: adding complexity to a generalized model. *Austral Ecology*, 36:881-890.
- Okin, G.S., Heras, M.M., Saco, P.M., Throop, H.L., Vivoni, E.R., Parsons, A.J., Wainwright, J. y Peters, D.P. (2015). Connectivity in dryland landscapes: shifting concepts of spatial interactions. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13:20-27.
- Oñatibia, G.R., Aguiar, M.R., Cipriotti, P.A. y Troiano, F. (2010). Individual plant and population biomass of dominant shrubs in Patagonian grazed fields. *Ecología Austral*, 20:269-279.
- Oñatibia, G.R. (2013). Efectos y respuestas al pastoreo selectivo doméstico sobre plantas, poblaciones y ecosistemas pastoriles áridos. Tesis para optar al título de Magister de la Universidad de Buenos Aires, Área Recursos Naturales.
- Oñatibia, G.R., Aguiar, M.R. y Semmartin, M. (2015). Are there any trade-offs between forage provision and the ecosystem service of C and N storage in arid rangelands? *Ecological Engineering*, 77:26-32.
- Oñatibia, G.R. y Aguiar, M.R. (2016). Continuous moderate grazing management promotes biomass production in Patagonian arid rangelands. *Journal of Arid Environments*, 125:73-79.

- Ormaechea, S. y Peri, P. (2015). Landscape heterogeneity influences on sheep habits under extensive grazing management in Southern Patagonia. *Livestock Research for Rural Development*, 27(6).
- Papachristou, T.G., Dziba, L.E. y Provenza, F.D. (2005). Foraging ecology of goats and sheep on wooded rangelands. *Small Ruminant Research*, 59:141-156.
- Paruelo, J.M., Golluscio, R.A. y Deregibus, A. (1992). Manejo del pastoreo sobre bases ecológicas en la patagonia extra andina: una experiencia a escala de establecimiento. *Anales de la Sociedad Rural Argentina*, 126:68-80.
- Paruelo, J.M., Lauenroth, W.K., Burke, I.C. y Sala, O.E. (1999). Grassland precipitation-use efficiency varies across a resource gradient. *Ecosystems*, 2:64-68.
- Paruelo, J.M., Golluscio, R.A., Guerschman, J.P., Cesa, A., Jouve, V.V. y Garbulsky, M.F. (2004). Regional scale relationships between ecosystem structure and functioning: the case of the Patagonian steppes. *Global Ecology and Biogeography*, 13:385-395.
- Paruelo, J.M., Pütz, S., Weber, G., Bertiller, M., Golluscio, R.A., Aguiar, M.R. y Wiegand, T. (2008). Long-term dynamics of a semiarid grass steppe under stochastic climate and different grazing regimes: A simulation analysis. *Journal of Arid Environments*, 72:2211-2231.
- Pelliza, A., Willems, P. y Manacorda, M. (2001). Dietary structural types of polygastric herbivores at different environments and seasons. *Journal of Range Management*, 54:330-337.
- Peters, D.P.C., Pielke, R.A.S., Bestelmeyer, B.T., Allen, C.D., Munson-McGee S. y Havstad, K.M. (2004). Cross scale interactions, nonlinearities, and forecasting catastrophic events. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101:15130-15135.
- Peters, D.P.C., Bestelmeyer, B.T. y Turner, M.G. (2007). Cross-Scale Interactions and Changing Pattern-Process Relationships: Consequences for System Dynamics. *Ecosystems*, 10:790-796.
- Pickup, G., Bastin, G.N. y Chewings, V.H. (1998). Identifying trends in land degradation in non-equilibrium rangelands. *Journal of Applied Ecology*, 35:365-377.
- Pinheiro J.C. y Bates D.M. (2000) Mixed-Effects Models in S and S-PLUS. Springer, New York, USA.
- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S. y Sarkar D. (2011). R Development Core Team. nlme: Linear and Nonlinear. Mixed Effects Models. R package version 3.2-4.
- Pizzio, R., Herrero-Jáuregui, C., Pizzio, M. y Oesterheld, M. (2016). Impact of stocking rate on species diversity and composition of a subtropical grassland in Argentina. *Applied Vegetation Science*, in press.
- Polley, H.W. y Detling, J.K. (1989). Defoliation, Nitrofen, and Competition: Effects on Plant Growth and Nitrogen Nutrition. *Ecology*, 70:721-727.
- Posse, G., Anchorena, J. y Collantes, M.B. (2000). Spatial micro-patterns in the steppe of Tierra del Fuego induced by sheep grazing. *Journal of Vegetation Science*, 11:43-50.
- Prache, S., Gordon, I.J. y Rook, A. J. (1998). Foraging behaviour and diet selection in domestic herbivores. *Annales de Zootechnie*, 47:335-345.
- Provenza, F.D. (1995). Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *Journal of Range Management*, 48:2-17.
- Provenza, F.D. (1996). Acquired aversions as the basis for varied diets of ruminants foraging on rangelands. *Journal of Animal Science*, 74:2010-2020.

- Provenza, F.D. (2003). Foraging Behavior: Managing to Survive in a World of Change. Utah Agricultural Experiment Station, p. 63.
- Ravi, S., D'Odorico, P. y Okin, G.S. (2007). Hydrologic and aeolian controls on vegetation patterns in arid landscapes. *Geophysical Research Letters*, 34(24).
- Ravi, S., Breshears, D.D., Huxman, T.E. y D'Odorico, P. (2010). Land degradation in drylands: Interactions among hydrologic–aeolian erosion and vegetation dynamics. *Geomorphology*, 116:236-245.
- Reece, P.E., Brummer, J.E., Engel, R.K., Northrup, B.K. y Nichols, J.T. (1996). Grazing date and frequency effects on prairie sandreed and sand bluestem. *Journal of Range Management*, 49:112-116.
- Reece, P.E., Volesky, J.D. y Schacht, W.H. (2001). Cover for wildlife after summer grazing on Sandhills rangeland. *Journal of Range Management*, 54:126-131.
- Reynolds, J.F., Smith, D.M., Lambin, E.F., Turner, B.L., Mortimore, M., Batterbury, S. P., Downing, T.D., Dowlatabadi, H., Fernández, R.J., Herrick, J.E., Huber-Sannwald, E., Jiang, H., Leemans, R., Lynam, T., Maestre, F.T., Ayarza, M. y Walker, B. (2007). Global desertification: building a science for dryland development. *Science*, 316:847-851.
- Rietkerk, M., Dekker, S.C., de Ruyter, P.C. y van de Koppel, J. (2004). Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. *Science*, 305:1926-1929.
- Ring, C.B., Nicholson, R.A. y Launchbaugh, J.L. (1985). Vegetational traits of patch-grazed rangeland in west-central Kansas. *Journal of Range Management*, 38:51-55.
- Safriel, U.N. y Adeel, Z. (2005). Dryland Systems. En: *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends*. Vol. 1. R. Hassan, R. Scholes, y N. Ash, (eds.). Island Press, Washington DC, USA. p. 623-662.
- Sala, O.E., Parton, W.J., Joyce, L.A. y Lauenroth, W.K. (1988). Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, 69:40-45.
- Schlesinger, W.H., Reynolds, J.F., Cunningham, G.L., Huenneke, L.F., Jarrell, W.M., Virginia, R.A. y Whitford, W.G. (1990). Biological feedbacks in global desertification. *Science*, 247:1043-1048.
- Sellers, P.J., Berry, J.A., Collatz, G.J., Field, C.B. y Hall, F.G. (1992). Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sensing of Environment*, 42:187-216.
- Semmartin, M., Aguiar, M.R., Distel, R.A., Moretto A.S. y Ghersa, C.M. (2004). Litter quality and nutrient cycling affected by grazing-induced species replacements along a precipitation gradient. *Oikos*, 107:149-161.
- Senft, R.L., Rittenhouse, L.R. y Woodmansee, D.R.G. (1985). Factors influencing patterns of cattle grazing behavior on shortgrass steppe. *Journal of Range Management*, 38:82-87.
- Senft, R.L., Coughenour M.B., Bailey D.W., Rittenhouse L.R., Sala O.E. y Swift D.M. (1987). Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience*, 37:789-799.
- Senft, R.L. (1989). Hierarchical foraging models: effects of stocking and landscape composition on simulated resource use by cattle. *Ecological Modelling*, 46:283-303.
- Soder, K.J., Gregorini, P., Scaglia, G. y Rook, A.J. (2009). Dietary Selection by Domestic Grazing Ruminants in Temperate Pastures: Current State of Knowledge, Methodologies, and Future Direction. *Rangeland Ecology & Management*, 62:389-398.
- Somlo, R., Durañona, C. y Ortiz, R. (1985). Valor nutritivo de especies forrajeras patagónicas. *Revista Argentina de Producción Animal*, 5:589-605.

- Soriano, A. (1956). Aspectos ecológicos y pastoriles de la vegetación Patagónica relacionados con su estado y capacidad de recuperación. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, 10:349-372.
- Soriano, A., Movia, C.P. y León, R.J.C. (1983). Deserts and semi-deserts of Patagonia. En: Goodall, D.W. (ed.). *Temperate deserts and semi-deserts of the world*, Vol. 5 of *Ecosystems of the World*. Elsevier Publ. Co. Amsterdam-Oxford-New York. p. 440-454.
- Soriano, A. y Movia, C.P. (1986). Erosión y desertización en la Patagonia. *Interciencia*, 11:77-83
- Stringham, T.K., Krueger, W.C. y Shaver, P.L. (2003). State and transition modeling: an ecological process approach. *Journal of Range Management*, 56:106-113.
- Stuth, J.W. (1991). Foraging behavior. En: Heitschmidt, R.K. y Stuth, J.W. (eds.). *Grazing management: an ecological perspective*. Timber Press. p. 65-83.
- Taddese, G., Saleem, M.M., Abyie, A. y Wagnew, A. (2002). Impact of grazing on plant species richness, plant biomass, plant attribute, and soil physical and hydrological properties of vertisol in East African highlands. *Environmental Management*, 29:279-289.
- Taylor, J.A., Hedges, D.A. y Whalley, R.D.B. (1985). Effects of fertilizer and grazing sheep on pasture heterogeneity in a small-scale grazing experiment. *Crop and Pasture Science*, 36:315-325.
- Teixeira, M. y Paruelo, J.M. (2006). Demography, population dynamics and sustainability of the Patagonian sheep flocks. *Agricultural Systems*, 87:123-146.
- Teague, W.R. y Dowhower, S.L. (2003). Patch dynamics under rotational and continuous grazing management in large, heterogeneous paddocks. *Journal of Arid Environments*, 53:211-229.
- Teague, W.R., Dowhower, S.L. y Waggoner, J. (2004). Drought and grazing patch dynamics under different grazing management. *Journal of Arid Environments*, 58:97-117.
- Teague, R., Provenza, F., Norton, B., Steffens, T., Barnes, M., Kothmann, M. y Roath, R. (2009). Benefits of Multi-Paddock Grazing Management on Rangelands: Limitations of Experimental Grazing Research and Knowledge Gaps. En: Schroder, H.G. (ed.). *Grasslands: Ecology, Management and Restoration*, Editor: Nova Science Publishers, Inc. p. 1-40.
- Teague, W.R., Dowhower, S.L., Baker, S.A., Haile, N., DeLaune, P.B. y Conover, D.M. (2011). Grazing management impacts on vegetation, soil biota and soil chemical, physical and hydrological properties in tall grass prairie. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 141:310-322.
- Teague, R., Provenza, F., Kreuter, U., Steffens, T. y Barnes, M. (2013). Multi-paddock grazing on rangelands: why the perceptual dichotomy between research results and rancher experience? *Journal of Environmental Management*, 128:699-717.
- Teague, R. (2014). Deficiencies in the Briske et al. rebuttal of the Savory method. *Rangelands*, 36:37-38.
- Tobler, M.W., Cochard, R. y Edwards, P.J. (2003). The impact of cattle ranching on large-scale vegetation patterns in a coastal savanna in Tanzania. *Journal of Applied Ecology*, 40:430-444.
- Todd, S.W. (2006). Gradients in vegetation cover, structure and species richness of Nama-Karoo shrublands in relation to distance from livestock watering points. *Journal of Applied Ecology*, 43:293-304.

- Turner, M.G., Gardner, R.M. & O'Neil, R.V. (2001). The critical concept of scale. En: *Landscape Ecology in theory and practise: pattern and process*. p. 25-45.
- Vallentine, J.F. (1990). *Grazing management*. Academic Press. San Diego, CA, USA. 533 p.
- Veron, S.R., Paruelo, J.M. y Oesterheld, M. (2006). Assessing desertification. *Journal of Arid Environments*, 66:751-763.
- Verón, S.R. y Paruelo, J.M. (2010). Desertification alters the response of vegetation to changes in precipitation. *Journal of Applied Ecology*, 47:1233-1241.
- Vivanco, L. y Austin, A.T. (2006). Intrinsic effects of species on leaf litter and root decomposition: a comparison of temperate grasses from North and South America. *Oecologia*, 150:97-107.
- von Müller, A.R., Cingolani, A.M., Vaieretti, M.V. y Renison, D. (2012). Estimación de carga bovina localizada a partir de frecuencia de deposiciones en un pastizal de montaña. *Ecología Austral*, 22:178-187.
- Walker, J.W., Heitschmidt, R.K., De Moraes, E.A., Kothmann, M.M. y Dowhower, S.L. (1989). Quality and botanical composition of cattle diets under rotational and continuous grazing treatments. *Journal of Range Management*, 42:239-242.
- Wallace, L.L., McNaughton, S.J. y Coughenour, M.B. (1984). Compensatory photosynthetic responses of three African graminoids to different fertilization, watering and clipping regimes. *Botanical Gazette*, 145:151-156.
- Westman, W.E. (1978). Measuring the inertia and resilience of ecosystems. *Bioscience*, 28: 705-710.
- Westoby, M. (1980). Elements of a theory of vegetation dynamics in arid rangelands. *Israel Journal of Botany*, 28:169-194.
- Westoby, M., Walker, B. y Noy-Meir, I. (1989). Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management*, 42:266-274.
- Willms, W.D., Dormaar, J.F. y Schaalje, G.B. (1988). Stability of grazed patches on rough fescue grasslands. *Journal of Range Management*, 41:503-508.
- Wilson, A. D. y MacLeod, N. D. (1991). Overgrazing: present or absent? *Journal of Range Management*, 44:475-482.
- Wu, J., Zhang, X., Shen, Z., Shi, P., Xu, X. y Li, X. (2013). Grazing-exclusion effects on aboveground biomass and water-use efficiency of alpine grasslands on the northern Tibetan Plateau. *Rangeland Ecology & Management*, 66:454-461.
- Xu, D., Li, C., Zhuang, D. y Pan, J. (2011). Assessment of the relative role of climate change and human activities in desertification: A review. *Journal of Geographical Sciences*, 21:926-936.
- Zhao, H.-L., Zhao, X.-Y., Zhou, R.-L., Zhang, T.-H. y Drake, S. (2005). Desertification processes due to heavy grazing in sandy rangeland, Inner Mongolia. *Journal of Arid Environments*, 62:309-319.

APÉNDICE

Tabla 6.2. Efecto de los tratamientos de manejo del pastoreo (Pastoreo continuo, Descanso-Pastoreo, Pastoreo-Descanso y Descanso continuo) sobre la tasa de macollaje (macollos nuevos producidos por macollo madre) y el número de hojas acumuladas por macollo a lo largo de toda la temporada de crecimiento en plantas de dos especies dominantes en cada Distrito (*P. ligularis* y *N. glomerulosa* en el Distrito Central, *P. ligularis* y *P. speciosa* en el Distrito Occidental y *P. ligularis* y *F. pallescens* en el Distrito Subandino) durante dos temporadas de crecimiento (pertenecientes a un año húmedo y seco, respectivamente). En la especie arbustiva (*N. glomerulosa*) las variables medidas fueron tasa de ramificación (ramas nuevas por rama madre) y número de brotes por rama. Los valores son las medias \pm los errores estándar. Letras distintas indican diferencias significativas resultantes del ANOVA de una vía para cada variable entre los tratamientos ($p < 0,05$) (test de Tukey). Los valores de las filas que muestran diferencias significativas se resaltan en negrita.

Distrito	Especie	Estación	Variable	Tratamiento de pastoreo			
				Pastoreo continuo	Descanso-Pastoreo	Pastoreo-Descanso	Descanso continuo
Central	<i>Poa ligularis</i>	Húmeda	Tasa de macollaje	-0,13\pm0,13 a	0,19\pm0,12 ab	0,56\pm0,21 b	0,69\pm0,16 b
			# de hojas acumuladas	-0,56\pm0,56 a	0,63\pm 0,6 ab	2,31\pm0,18 bc	3,19\pm0,34 c
		Seca	Tasa de macollaje	0,56\pm0,21 ab	0,31\pm0,12 a	0,13\pm0,13 a	1,13\pm0,16b
			# de hojas acumuladas	0,63\pm0,38 a	0,75\pm0,64 a	0,13\pm0,39 a	3,56\pm0,41 b
	<i>Nassauvia glomerulosa</i>	Húmeda	Tasa de ramificación	0 \pm 0 a	0 \pm 0 a	0 \pm 0 a	0 \pm 0 a
			# de brotes	0,5 \pm 0,2 a	0,25 \pm 0,14 a	0,38 \pm 0,13 a	0,75 \pm 0,25 a
Occidental	<i>Poa ligularis</i>	Húmeda	Tasa de macollaje	0,13 \pm 0,13 a	0,44 \pm 0,12 a	0,56 \pm 0,16 a	0,94 \pm 0,39 a
			# de hojas acumuladas	0,44 \pm 0,26 a	1,44 \pm 0,37 a	1,75 \pm 0,1a	3,19 \pm 1,28 a
		Seca	Tasa de macollaje	0,19\pm0,12 a	0,44\pm0,26 a	0,75\pm0,14 ab	1,38\pm0,26 b
			# de hojas acumuladas	1,5\pm0,46 a	2,56\pm0,52 ab	2,13\pm0,66 ab	4\pm0,74 b
	<i>Pappostipa speciosa</i>	Húmeda	Tasa de macollaje	0,38 \pm 0,13 a	0,15 \pm 0,1 a	0,5 \pm 0,1 a	0,44 \pm 0,21 a
			# de hojas acumuladas	1 \pm 0,44 a	1,31 \pm 0,37 a	1,69 \pm 0,28 a	2,13 \pm 0,47 a
Subandino	<i>Poa ligularis</i>	Húmeda	Tasa de macollaje	0,81\pm0,19 a	1,63\pm0,16 ab	1,25\pm0,1 ab	2,31\pm0,43 b
			# de hojas acumuladas	2,5\pm0,74 a	4,81\pm0,34 ab	3,63\pm0,33 a	6,94\pm1,05 b
		Seca	Tasa de macollaje	0,06 \pm 0,06 a	0,42 \pm 0,3 a	0,31 \pm 0,12 a	0,81 \pm 0,28 a
			# de hojas acumuladas	0,25\pm0,44 a	1,92\pm1,08 ab	1,94\pm0,16 ab	3,06\pm0,72 b
	<i>Festuca pallescens</i>	Húmeda	Tasa de macollaje	0,75 \pm 0,32 a	1,13 \pm 0,22 a	1,13 \pm 0,13 a	1,81 \pm 0,26 a
			# de hojas acumuladas	2,25\pm0,6 a	3,44\pm0,51 ab	4\pm0,51 ab	5,38\pm0,58 b
Seca	Tasa de macollaje	0,44 \pm 0,21 a	0,63 \pm 0,16 a	0,67 \pm 0,44 a	1,13 \pm 0,24 a		
	# de hojas acumuladas	1\pm0,71 a	2,56\pm0,47 ab	2,33\pm0,44 ab	4,13\pm0,31 b		